Untersuchungen über den Kohlehydratgehalt von Alpenpflanzen im Tiefland

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut
der Botanischen Staatsanstalten in München)

Inaugural-Dissertation

der naturwissenschaftlichen Fakultät der
LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT
in München
zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

HANS KLISSERATH
aus München

MÜNCHEN 1939

Universitäts-Buchdruckerei Dr. C. Wolf & Sohn

Untersuchungen über den Kohlehydratgehalt von Alpenpflanzen im Tiefland

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut
der Botanischen Staatsanstalten in München)

Inaugural-Dissertation

der naturwissenschaftlichen Fakultät der
LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT
in München
zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

HANS KLISSERATH
aus München

MÜNCHEN 1939

Universitäts-Buchdruckerei Dr. C. Wolf & Sohn

Berichterstatter:
Prof. Dr. v. Faber

Tag der mündlichen Prüfung:
16. Juni 1939

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Einleitung.

Im Anschluß an die Kohlehydratuntersuchungen, die im vergangenen Jahre von H. Marthaler (1938) bei Alpenpflanzen im Alpenlaboratorium auf dem Schachen ausgeführt wurden, schien es wichtig, festzustellen, ob bei denselben Pflanzenarten bei gleicher Versuchsanordnung im Tiefland ähnliche Ergebnisse feststellbar sind, wenn nicht, worin die Unterschiede bestehen. Marthaler behandelte die Frage der mittäglichen Einsenkung von Assimilationskurven, welche vorher u. a. von Guttenberg und Buhr (1935), Cartellieri (1935) und Drautz (1936) nachgewiesen wurde und ging dabei nicht aus vom Gaswechsel selbst, sondern von den chemisch erfaßbaren Kohlehydraten im Blatt. Die Gründe, welche von früheren Autoren für den zweigipfligen Tagesverlauf der Assimilation angeführt wurden, wie etwa Spaltenschluß, Ueberhitzung der Blätter, Nachlassen des Wassergehaltes der Blätter, reichten nicht aus. Es blieb die Ansicht von Kostytschew (1926 und 1928), daß die Senkung der Assimilation durch Anhäufung von Assimilaten in den Blättern hervorgerufen werde, dessen Meinung gestützt wurde durch Untersuchungen von Kurssanow (1933) und Drautz (1936). (Weitere Literatur eben dort). Diese Autoren hatten jedoch, sofern sie überhaupt chemische Kohlehydratuntersuchungen der Blätter vornahmen, diese in zu geringer Menge durchgeführt, um eine einwandfreie Lösung der Frage zu erzielen. Auch den Arbeiten von Tschesnokow und Bazyrina (1930) und Kjär (1937) lag zu wenig Untersuchungsmaterial zugrunde.

Marthaler konnte an Hand umfangreicher Untersuchungen beweisen, daß die sehr häufig festgestellte Assimilationshemmung um die Mittagszeit bei Alpenpflanzen auf keinen Fall durch Anhäufung von Assimilaten hervorgerufen werden kann, denn von 50 untersuchten Tagesgängen haben nur 3 eingipflige Kohlehydratkurven mit einem Maximum am Mittag ergeben.

Neben dieser Frage wurden außerdem die absolute Größe der Zucker- und Stärkemengen, die Aenderung der Kohlehydrate im Ver-

lauf einer Vegetationsperiode, die Mengenverhältnisse der Kohlehydrate im Verhältnis zueinander und andere wichtige Fragen behandelt.

Es kam also bei einer Bearbeitung dieser Probleme unter Benutzung von Alpenpflanzen im Tiefland darauf an, festzustellen, wie groß die Abweichungen der Ergebnisse im Tal von denen im Gebirge sind, um hierdurch letzten Endes zu beweisen, ob solche Vorgänge der Pflanze arteigen und fixiert, oder ob sie durch äußere Faktoren bedingt sind. Außerdem war es Sinn der Arbeit, zur Vergrößerung des Untersuchungsmaterials beizutragen, ergänzend zu wirken, die Ergebnisse zu vertiefen, den Ueberblick zu erweitern, und wenn möglich, Anregungen zu geben für spätere Untersuchungen. Da nun die Problematik der gestellten Fragen in ausführlicher Weise in der Arbeit von H. Marthaler erläutert wurde, so kann hier in manchen Fällen darauf verzichtet werden. Jeweils erfolgen Hinweise und vergleichende Betrachtungen.

Bei einer Untersuchung des Assimilatgehaltes der Blätter in kurzen Abständen, schien von großer Wichtigkeit die Frage, ob im Tiefland die Kohlehydratkurve einen ähnlichen Verlauf zeigt wie im Gebirge, da ja die klimatischen Bedingungen sehr verschieden sind, dann, wie sich die Absolutwerte von Zucker und Stärke zueinander verhalten im Verlauf der Vegetationsperiode und schließlich sollte der Assimilatgehalt der Blätter des Nachts untersucht werden. Bei einigen besonders günstigen Pflanzen wurde der Zuckergehalt der Blüten und die dadurch bedingte Aenderung in den Blättern festgestellt.

I. Teil.

a) Standort und Pflanze.

Es wurden dieselben Pflanzen für die Untersuchungen benutzt wie von Marthaler Auswahl und Begründung für die Hernahme siehe dort! Die Anzucht erfolgte in den Gärtnereien des Botanischen Gartens München. Die Anpflanzung der krautigen Alpengewächse geschah im Reservegarten auf einer ebenen Fläche mit guter, kalkhaltiger Landerde, der die Sonne während des ganzen Tages voll zugänglich war. Die Wachstumsbedingungen waren günstig. Zeiten größerer Trockenheit wurden durch regelmäßiges Sprengen vermieden. Alle Pflanzen zeichneten sich durch hohen Wuchs aus, störend wirkte nur das Auftreten von Blattläusen an verschiedenen Exemplaren, jedoch war eine genügend große Menge von Untersuchungsmaterial vorhanden, so daß stets Blätter von solchen Pflanzen genommen werden konnten, die hiervon nicht befallen waren. Die Versuchspflanzen waren: *Saxifraga rotundifolia, Hieracium villosum, Geum montanum, Veratrum album, Gentiana lutea, Rumex alpinus, Crepis montana, Anthyllis Vulneraria, Rhododendron ferrugineum* und *Pinus montana. Rhododendron ferrugineum* war ein junger Strauch inmitten einer Hecke von *Rhododendron hirsutum, Pinus montana* ein einzelstehender Baum an einem leicht nach Norden geneigten Hang. Die ersten Blatteinsammlungen wurden im November 1937 vorgenommen bei *Rhododendron* und *Pinus,* von diesen durchgehend ein Jahr lang in Zeitabständen von ca. vier Wochen, bei den anderen Pflanzen wurde im Mai 1938 mit der ersten Blatternte begonnen, die letzte erfolgte zumeist im August, bei *Anthyllis* im Juli. Das Einsammeln erfolgte alle zwei Stunden von morgens 8 Uhr bis abends 18 Uhr mit einem durchschnittlichen Areal von ca. 50 qcm, wobei Wert darauf gelegt wurde, gleichmäßige Blätter zu benutzen, wenn möglich stets von derselben Versuchspflanze. Gleichzeitig mit der Blattlese erfolgte die Bestimmung der äußeren Faktoren, Temperatur der Luft, Temperatur des Bodens in 12—15 cm Tiefe, Luftfeuchtigkeit mit dem Aspirationspsychrometer und die Lichtstrahlung mit Hilfe des Robitsch-Aktinographen. Da von *Pinus* und *Rhododendron* eine große Zahl Tagesgänge eingesammelt wurde und die krautigen Pflanzen eine etwas längere Vegetationsdauer im Tieflande aufwiesen als im Gebirge, außerdem Nachtgänge untersucht wurden, sowie Pflanzenblüten, war es nötig, eine

große Anzahl Tagesgänge der restlichen Pflanzen zu analysieren, um die Zeiträume zwischen den Einsammlungen der einzelnen Pflanzen nicht zu groß werden zu lassen. Trotzdem 65 Tagesgänge ausgeführt wurden, mußte eine Blattlese von Monat zu Monat genügen. Bestimmt wurde in jedem Falle der direkt reduzierende Zucker, der Gesamtzucker und bei Bedarf auch der Gehalt an Stärke. Die Arbeit im Laboratorium umfaßte somit ca. 900 Titrationen.

b) Methodik.

Zur Bestimmung der Blattfläche, welche nach dem Einsammeln schnell erfolgen mußte, um eine chemische Veränderung der Kohlehydrate weitgehend einzuschränken, erwies es sich als praktisch, die Blätter auf lichtempfindlichem Papier in einer Kassette einige Sekunden dem Licht auszusetzen und die so erhaltenen Umrisse zu planimetrieren. Sodann wurde das Blattmaterial durch Heißluft rasch getötet, im Trockenschrank bei ca. 90° getrocknet, analytisch gewogen und konnte dann beliebig lange bis zur Analysierung aufbewahrt werden. Die Bestimmung der Zuckermengen wurde nach der Methode von Hanes (Biochem. Journal 23/1929) durchgeführt, einem Halbmikroverfahren, das die Methode von Hagedorn-Jensen umformt. Es beruht auf der Tatsache, daß Kal. Ferricyanid zu Ferrocyanid reduziert wird, wenn man es in alkalischer Lösung mit reduzierenden Substanzen erhitzt. Das gebildete Ferrocyanid muß als Doppel-Kalium-Zinksalz gefällt werden und das übrig bleibende Ferricyanid ist durch Zugabe eines Ueberschusses von Kaliumjodid und Ansäuern meßbar, denn aus dem Jodid wird eine äquivalente Menge Jod frei, welche mit Natrium-Thiosulfat titriert werden kann.

$$2\ H_3Fe(CN)_6 + 2\ HJ = 2\ H_4Fe(CN)_6 + J_2.$$

Die Bestimmung der reduzierenden Substanz ist also indirekt und deshalb muß das Titrationsergebnis Th. von dem Wert eines Blindversuches B (Ferricyanid ohne reduzierende Substanz) abgezogen werden, um den Titrationswert TW. zu erhalten, welcher der Menge reduzierender Substanz entspricht.

Das Blattmaterial wurde mit 70% Alkohol extrahiert in 100 ccm Erlenmeyerkolben, 2×48 Stunden lang, wobei bie geringen Mengen Eiweiß, die möglicherweise in Lösung gingen, unberücksichtigt blieben, weil durch Ausfällung dieser Stoffe ein großer Verlust an Zucker eintrat (Marthaler S. 270), der alkoholische Auszug wurde auf einem Spezialwasserbade abgedampft, bis die letzten Reste Alkohol übergegangen waren und der jetzt wäßrige Extrakt im Meßkolben auf ein dem Zuckergehalt entsprechendes Volumen aufgefüllt.

Hiervon wurden 5 ccm zur Bestimmung des direkt reduzierenden Zuckers gebraucht, der Rest zur Analysierung des Invertzuckers aufbewahrt.

Zu diesen 5 ccm, welche ca. 4 mg Glukose enthalten durften, wurden 5 ccm Lösung A. gegeben: (8,25 g Kal. Ferricyanid und 10,6 g Natrium carbonicum sicc. in 1 Liter Wasser), das Gemisch genau 20 Minuten im siedenden Wasserbade erhitzt und sodann gleichmäßig gekühlt. Die Angabe von Hanes, nach der 15 Minuten erhitzt werden sollte, erwies sich als nicht in jedem Fall genügend, denn die Umsetzungskurve ist logarithmisch, 15 Minuten sollten eigentlich genug sein, bisweilen jedoch wird der Umsetzungspunkt bei nicht immer ganz gleichmäßiger Temperatur im Wasserbade erst nach 20 Minuten erreicht. So kommt es bei ungenügend langem Erhitzen sehr leicht vor, daß die Invertzuckerwerte unter denjenigen des direkt reduzierenden Zuckers liegen, wodurch die relativen Werte nicht beeinträchtigt, die Absolutwerte jedoch unbrauchbar werden. Eine große Anzahl Kontrollbestimmungen mit reiner Glukoselösung ergab, daß durch die längere Erhitzung die Titrationsergebnisse sowohl des direkt reduzierenden Zuckers als auch des Invertzuckers zu hoch waren, im Höchstfall bis zu 20%. Diese Fehlerquelle war jedoch genau erfaßbar und wurde bei der Berechnung jeweils berücksichtigt.

Nach dem Abkühlen wurden 5 ccm Lösung B. (12,5 g Kalium Jodid und 25 g Zinksulfat und 125 g Natriumchlorid in 500 ccm Wasser), 3 ccm Lösung C. (5 ccm Essigsäure auf 100 ccm Wasser) und einige Tropfen Stärkelösung zugegeben und das freigewordene Jod mit $^1/_{100}$ normal Thiosulfat titriert.

Die für die Invertierung zurückgestellte Lösung wurde mit 5 ccm einer 20-prozentigen Zitronensäure eine Stunde auf dem Wasserbade erhitzt, nach dem Abkühlen mit 11,4-prozentiger Natronlauge neutralisiert und nach dem Auffüllen auf ein bestimmtes Volumen auf direkt reduzierenden Zucker untersucht. Zur Bestimmung des Stärkegehaltes wurde das zuckerfreie Blattmaterial mit Quarzsand verrieben, mit Wasser zu einem Brei angerührt, im Erlenmeyer auf 50 ccm aufgefüllt und mit 3 ccm 25-prozentiger Salzsäure 3 Stunden auf dem Wasserbade am Rückflußkühler erhitzt. Nach dem Abkühlen wurde neutralisiert, sodann mit Bleiazetatlösung die Eiweißstoffe gefällt, das überschüssige Blei entfernt und nach der Filtration 5 ccm eines nach der Konzentration zu bestimmenden Volumens nach Hanes auf den gebildeten reduzierenden Zucker untersucht. Der gefundene Wert brauchte dann nur durch Multiplikation mit dem Faktor 0,9 auf Stärke umgerechnet zu werden.

Marthaler führt bei seinen Versuchen an, daß die so erhaltenen Stärkewerte durch Miterfassen einiger Hemizellulosen um eine Zahl zu hoch wären, die sich innerhalb eines Tages nur wenig ändere, also eine annähernd konstante Zahl darstelle. Da nun jedoch bei der Bestimmung von Stärke auf eine Fällung der Eiweißstoffe mit Bleiazetat nicht verzichtet werden konnte, wodurch ein Verlust von reduzierender Substanz eintritt (nach Marthaler bis zu 20%), so ist es sicher, daß ein weitgehender Ausgleich der durch Miterfassen von Hemizellulosen entstandenen Fehlerquelle eintritt. Diese beiden nicht ausschaltbaren Ungenauigkeiten schwächen sich gegenseitig ab, und da es bei vorliegender Arbeit mehr auf Relativwerte als auf Absolutwerte ankommt, konnte auf die Bestimmung der miterfaßten Hemizellulosen verzichtet werden.

II. Teil.

Versuchsergebnisse.

1. *Pinus montana.*

Von *Pinus montana* wurden für die Versuche junge Nadeln genommen und deren Kohlehydratgehalt im Laufe eines Jahres bestimmt. Die Bezugsgröße der gefundenen Werte war allein das Trockengewicht. Bei allen anderen Versuchspflanzen wurden die Ergebnisse auch auf das Areal umgerechnet, es zeigte sich hier jedoch, daß infolge ungleichartiger Blattdicke die Berechnung auf die Blattfläche in vielen Fällen ungeeignet war; denn die hierdurch bedingte Ungenauigkeit bei Verwendung einer größeren Anzahl von Blättern war nicht erfaßbar, trat aber im Trockengewicht nicht in Erscheinung, weil bei dicken Blättern der Fehler durch erhöhtes Gewicht ausgeglichen wird. Aus diesem Grunde werden die Ergebnisse zumeist in Milligramm auf 1 Gramm Trockengewicht ausgedrückt. Bei den folgenden Figuren sind auf der Abszisse die Stundenzeiten der Einsammlung, auf der Ordinate die Höhenwerte der Kohlehydrate in mg auf 1 g Trockengewicht (‰) bezw. 100 qcm eingetragen. Im oberen Teil der Abbildungen sind Himmelsbedeckung, Temperatur der Luft (T), in Grad Celsius, Luftfeuchtigkeit (LF) in Prozenten und die Lichtstrahlung (L.St.) gemäß Aufzeichnung des Robitsch Registriergerätes angeführt. (R. Fueß, Blatt Nr. 158 b.)

Der erste Untersuchungstag, 16. Nov. 1937, von *Pinus* zeigte schönes Wetter, mit Lufttemperaturen um Null Grad, die Bodentemperatur betrug von morgens bis abends 3 Grad, die Himmelsbedeckung war gering, die Luftfeuchtigkeit fiel im Laufe des Tages

gleichmäßig und stieg des Abends leicht an. Der direkt reduzierende Zucker (Fig. 1) zeigt seine Höchstwerte morgens um 8 Uhr und nachmittags um 16 Uhr. Sie sind gleich hoch. Der niedrigste Wert ist bereits um 10 Uhr, von dieser Zeit an ist der Anstieg gleichmäßig bis zum Abend. Der Gesamtzucker ist ebenfalls um 8 Uhr und um 16 Uhr am höchsten, jedoch liegt sein Minimum nicht um 10 Uhr, sondern um 12 Uhr, die Werte um 8 Uhr und 16 Uhr und die Werte um 10 Uhr und 14 Uhr liegen gleich hoch.

Am 30. November 1937 ist der Verlauf beider Zuckerkurven ganz ähnlich dem des ersten Versuchstages, nur sind die Absolutwerte etwas höher, sodaß das Kurvenbild im Ordinatensystem nach oben verschoben ist. Dieser völlig ähnliche Gehalt an Zucker bei zwei Versuchstagen ist umso bemerkenswerter, als am 30. November 1937 die äußeren Faktoren anders waren als am 16. November 1937. Die Lufttemperatur und die Bodentemperatur war geringer, die Luftfeuchtigkeit höher und die Himmelsbedeckung stärker. Es mag bereits an dieser Stelle bemerkt sein, daß der Gehalt der Blätter an Kohlehydraten bei weitem nicht so sehr von äußeren klimatischen Bedingungen abhängig ist, als man anzunehmen geneigt ist. Der Gang der Untersuchungen wird dies bestätigen.

Am 10. Januar 1938 (Fig. 2, Tagesg. 5) ist der Kurvenverlauf des direkt reduzierenden Zuckers und des Gesamtzuckers ganz parallel, die mittägliche Einsenkung, die bereits um 10 Uhr beginnt und um 12 Uhr ihren tiefsten Stand erreicht, ist nur gering und am Abend sind die Werte gleich hoch wie am Morgen.

Der 15. Februar 1938 (Fig. 3, Tagesg. 7) zeigt die mittägliche Einsenkung ausgeprägter, der Anstieg von 8—10 Uhr ist größer, der Abfall stärker und um 16 Uhr liegt der Wert um 20 mg über dem des Morgens um 8 Uhr.

Ausgesprochen schönes Wetter war am 15. März 1938 (Fig. 1, Tagesg. 9). Es war ein Tag, dem eine Schönwetterperiode von 5 Tagen voranging. Die Lufttemperatur lag bei 15 Grad, war für diese Jahreszeit also ziemlich hoch, die Luftfeuchtigkeit, die geringst bisher festgestellte, lag unter 50 Prozent, Himmelsbedeckung war kaum vorhanden und die Lichtstrahlung sehr stark. Die Glukose zeigt einen starken Anstieg von 8 Uhr bis 10 Uhr, bis 12 Uhr eine gehemmte Zunahme, von dieser Zeit an eine Abnahme im Sinne des vormittäglichen Anstieges, der Wert der letzten Nadelprobe liegt nur wenig über dem des Morgens um 8 Uhr. Der Verlauf der Gesamtzuckerkurve ist ähnlich, nur noch etwas stärker ausgeprägt, der Abendwert liegt sehr viel höher als am Morgen. Der Unterschied zwischen den

absoluten Höhen beider Kurven ist der größte des Winters 1937/38 und konnte auch im folgenden Sommer für *Pinus* in dieser Höhe nicht mehr festgestellt werden. Dies besagt, daß am 15. März 1938 eine verhältnismäßig große Menge des Zuckers als Disaccharid vorliegt, während an allen anderen Tagen der direkt reduzierende Zucker einen größeren Teil ausmacht. Der Tagesgang Nr. 9, welcher eine sehr starke Zuckeranhäufung am Mittag zeigt, ist außerdem noch

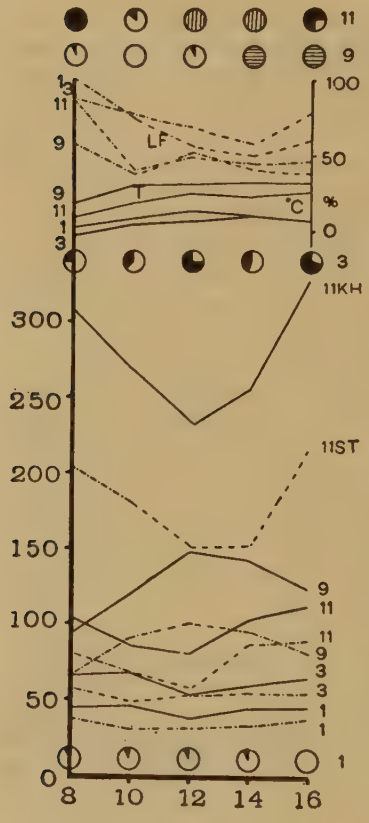

Fig. 1. *Pinus montana.*
Glukose.—.— und Invertz. — in ‰,
St. = Stärke, K.H. = Gesamt.-Kohlehydr.,
1 = 16. Nov. 37, 9 = 15. März 38,
3 = 30. Nov. 37, 11 = 25. April 38.
| | = Nebel, = Dunst.

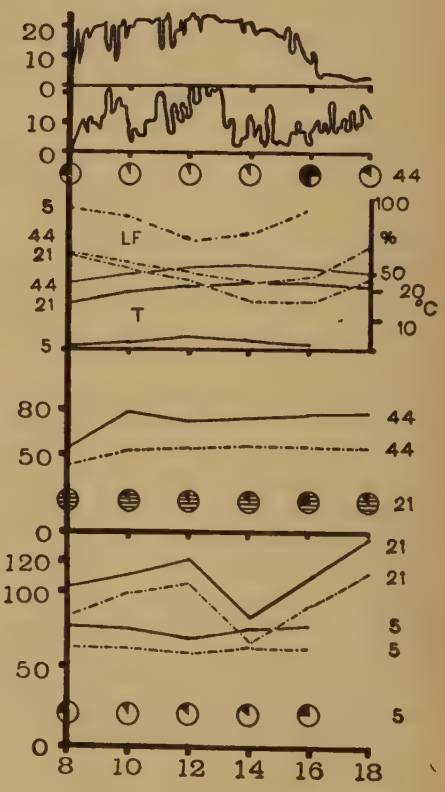

Fig. 2. *Pinus montana.*
Glukose —.— und Invertz. — in ‰,
5 = 10. Jan. 38, 21 = 23. Mai 38,
44 = 22. Juni 38, = Dunst.

bemerkenswert durch seine besonders hohen Werte (147 ‰), welche beinahe an die Höchstwerte, die von Marthaler im Gebirge nachgewiesen wurden, heranreichen. Diese besonderen Merkmale des Tagesganges bilden eine Stütze der Erklärung von Marthaler (S. 295), daß die Assimilatanhäufung in den Blättern an Tagen einer längeren Schönwetterperiode durch verminderte Assimilatableitung zu erklären ist. Die Pflanze erhöht den osmotischen Wert und hält deshalb den Zucker in Form von Glukose und als Saccharose in den Blättern fest.

Eine deutlich zweigipflige Tageskurve zeigt Tagesgang Nr. 11 vom 25. April 1938 (Fig. 1). Hier findet beim direkt reduzierenden Zucker, beim Invertzucker und bei der Stärke schon um 10 Uhr ein Abfall statt, der sich um 12 Uhr zum Anstieg wendet, bis um 16 Uhr ein Wert erreicht wird, der nur wenig über dem vormittäglichen Maximum liegt. Die Stärke schwächt die mittägliche Einsenkung also nicht ab, sondern vertieft und erweitert die Abnahme im Laufe des Tages. Bei *Pinus* liegen die Stärkewerte sehr hoch, sie betragen ungefähr das Doppelte der Invertzuckermengen.

Das gleichartige Verhalten von Glukose und Saccharose im Kurvenverlauf ist am deutlichsten sichtbar bei Tagesgang Nr. 21 vom 23. Mai 1938 (Fig. 2). Die Kurven sind fast vollständig parallel. Der Anstieg am Vormittag und am Nachmittag ist sehr gleichmäßig. Die Einsenkung am Mittag ist tief und erreicht ihr Minimum nicht um 12 Uhr sondern erst um 14 Uhr des Frühnachmittags. Die etwas spätere Kurveneinsenkung zur Mittagszeit erfolgt von Monat Mai an des öfteren und ist bei *Pinus* sicher jahreszeitlich bedingt.

An diesem Tage wurde um 18 Uhr ein neuer Jahrestrieb mit vielen männlichen Blüten am Grunde des jungen Langtriebes abgeschnitten zur Untersuchung auf Glukose und Saccharose. Es zeigte sich, daß die Werte mit 113 und 122‰ in derselben Höhe lagen wie die Ergebnisse bei den Pinusnadeln vom selben Tage.

Der Versuchstag am 22. Juni (Tagesg. 44 Fig. 2) gibt niedrige Absolutwerte von Zucker bei jungen Nadeln. Die Glukose steigt am Vormittag leicht an und bleibt den Rest des Tages auf gleicher Höhe, der Invertzucker sinkt mittags nur wenig, eine Stauung an Assimilaten ist hier jedoch nicht vorhanden. Wie bei Tagesgang Nr. 9 war an diesem Tage das Wetter ausgesprochen schön.

Im Monat August wurde *Pinus* zweimal eingesammelt, am 3. (Tagesg. 54 Fig. 3) und am 29. (Tagesg. 62 Fig. 3). Am 3. August waren die Wetterverhältnisse ähnlich wie am 22. Juni. Ein Vergleich der klimatischen Angaben in Fig. 2, Tagesgang 44, mit denen von Fig. 3, Tagesgang 54, zeigt dies sehr deutlich. Dementsprechend ist am 3. August eine mittägliche Kurveneinsenkung nicht festzustellen, weder beim direkt redu-

zierenden Zucker noch beim Invertzucker. Der Anstieg wird jedoch mittags unterbrochen, die Werte um 12 und um 14 Uhr liegen auf gleicher Höhe. Es ist möglich, daß eine schwache Abnahme vor 12 Uhr und eine ebenso geringe Zunahme an Zucker vor 14 Uhr stattgefunden hat in den Nadeln, und daß diese Senkung nicht erfaßt werden konnte, weil die Spanne zwischen den Einsammlungen zu groß war. Ein genaues Bild könnte in solchen Fällen nur erreicht werden durch öftere Probeentnahme, etwa alle halbe Stunde. Die Zuckerzunahme am Mittag bei Tagesgang Nr. 54 ist, wie ersichtlich, nicht sehr groß und von einer Stauung kann auch hier nicht gesprochen werden.

Tagesgang 62 (Fig. 3) zeigt eine leichte Zunahme der Zucker bis

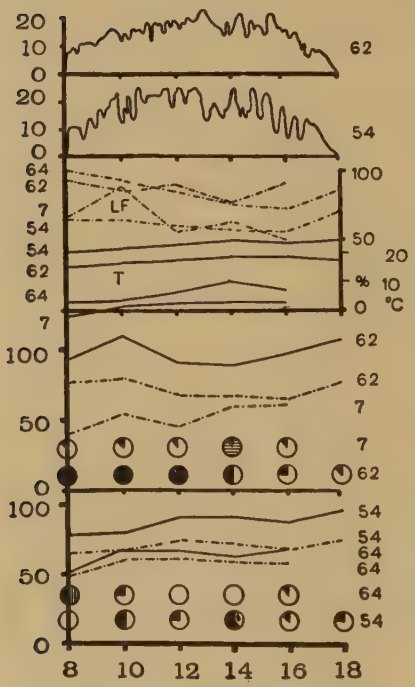

Fig. 3. *Pinus montana.*

Glukose —.— und Invertz. — in ‰,
7 = 15. Febr. 38, 54 = 3. August 38,
62 = 29. August 38, 64 = 11. Nov. 38,
| | Nebel, = Dunst.

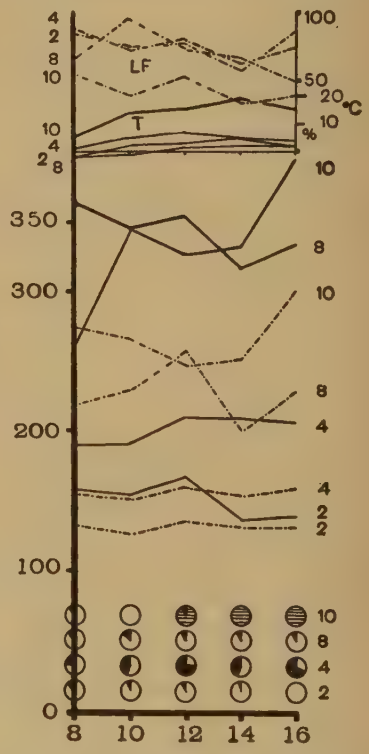

Fig. 4. *Rhododendron ferrugin.*

Glukose —.— und Invertz. — in ‰,
2 = 16. Nov. 37, 4 = 30. Nov. 37,
8 = 15. Febr. 38, 10 = 15. März 38.
= Dunst.

10 Uhr, dann eine Abnahme mit den tiefsten Werten bei 12 Uhr und 14 Uhr, abends um 18 Uhr dürfte der höchste Wert wie um 10 Uhr vormittags erreicht sein.

Die letzte Einsammlung von Pinusnadeln wurde am 11. November 1938 durchgeführt (Tagesg. 64 Fig. 3). Die absoluten Zuckerwerte sind gesunken, die Einsenkung am Mittag ist nicht groß, aber deutlich.

Von elf untersuchten Tagesgängen bei *Pinus montana* zeigt nur Tagesgang Nr. 9 eine Anhäufung von Zucker in der Mittagszeit, bei Tagesgang Nr. 54 ist der Anstieg mittags gebremst und gleichbleibend, bei allen anderen Tagesgängen ist ein mehr oder weniger starkes Absinken des Zuckergehaltes von 12 bis 14 Uhr, bisweilen sogar von 10 bis 14 Uhr feststellbar. Diese Einsenkung bezieht sich auch auf Stärke bei Tagesgang Nr. 11 (Fig. 1).

Die Absolutwerte des Zuckers steigen im Winter vom November bis Monat März ziemlich gleichmäßig an, bleiben dann bis Ende Mai auf ungefähr gleicher Höhe, sinken im Juni beträchtlich, sind bis Ende August auf derselben Höhe wie im Juni und sinken dann noch einmal, bis im November beinahe derselbe Tiefstand erreicht ist wie im Vorjahre. Der starke Rückgang des Zuckergehaltes im Juni ist auf das geringe Alter der Pinusnadeln zurückzuführen, welche noch sehr wenig Chlorophyll enthalten und den größten Teil der Kohlehydrate beim Wachstum verbrauchen. Dabei ist noch zu beachten, daß der Wassergehalt der jungen Nadeln groß, das Trockengewicht niedrig ist, wodurch die Absolutwerte eine größere Höhe haben, als sie bei normalem Wassergehalt erreichen würden.

Nach diesen Untersuchungen sind also die Zucker der Pinusnadeln im Verlauf eines Jahres quantitativ bestimmten Schwankungen unterworfen, welche jahreszeitlich bedingt sind und ernährungsphysiologisch von großer Bedeutung sein dürften. Bei der Besprechung von *Rhododendron ferrugineum* wird noch einmal auf diese Frage eingegangen werden.

Im Hinblick auf die Arbeit von Marthaler ist bestätigend festzustellen, daß an Tagen mit den besten Assimilationsbedingungen bei besonders schönem Wetter mit hoher Lichtintensität die mittägliche Einsenkung im Zuckergekalt von Pinusnadeln am geringsten ist. Diese Beobachtung zeigt sich noch deutlicher bei den noch zu besprechenden krautigen Alpenpflanzen, welche auf Bodentrockenheit und Wassermangel empfindlicher reagieren als die widerstandsfähigen Immergrünen, wie *Pinus* und *Rhododendron.*

Die Zuckerwerte erreichen im Tiefland nicht die Höhe, wie sie im Gebirge nachgewiesen wurden, sie liegen durchschnittlich dreißig Prozent tiefer. Bei der Stärke jedoch ist das Umgekehrte der Fall

Sie erwies sich im Tiefland um dreißig Prozent höher als im Gebirge, dadurch liegen die Gesamtkohlehydrate im Gebirge und im Tal ungefähr auf gleicher Höhe. Da am Schachen die Vegetationsperiode später beginnt als im Tiefland, ist es verständlich, daß der Normalwert, zu dem die Zuckermengen im Laufe der Monate ansteigen, im Tale früher erreicht wird als in Hochlagen. Marthaler fand die höchsten Werte im Monat August, bei meinen Versuchen ergaben sie sich im April-Mai, ein einzelner Extremwert lag sogar jahreszeitlich noch früher.

2. Rhododendron ferrugineum.

Der erste Versuchstag von *Rhododendron ferrugineum* war der 16. November 1937. (Fig. 4). Die Witterungsangaben dieses Tages finden sich bei der Besprechung von *Pinus*, Tagesgang 1. Die Schwankungen der Glukose im Laufe des Tages sind gering, bei Absolutwerten über 100 mg auf 1 g Trockengewicht können Aenderungen von 5—8 mg kaum als Anstieg oder Abstieg bezeichnet werden. Die Kurve des Gesamtzuckers geht bis 12 Uhr derjenigen des direkt reduzierenden Zuckers parallel in einem Abstand, der 26 mg entspricht, um 14 Uhr sind die Disaccharide bis auf 6 mg zurückgegangen, diese Spanne bleibt bis zum Abend gewahrt. Das Nachlassen am Mittag, welches allein durch den Rückgang der Disaccharide hervorgerufen wird, spricht für die Annahme von Marthaler, daß die mittägliche Einsenkung der Kohlehydrate nicht nur durch verminderte Assimilation bedingt ist, sondern auch durch vermehrte Ableitung der Assimilate aus den Blättern.

Am 30. November 1937 (Fig. 4 Tagesg. 4) entspricht der Kurvenverlauf des direkt reduzierenden Zuckers fast vollständig demjenigen von Anfange des Monats, liegt in den Absolutwerten aber höher. Die Senkung von 8—10 Uhr und von 12—14 Uhr tritt bei der Berechnung auf die Blattfläche deutlicher in Erscheinung als beim Trockengewicht. Der Gesamtzucker steigt bis 12 Uhr und hält sich dann bis zum Abend auf derselben Höhe.

Von jetzt ab verschiebt sich das Minimum an Zuckern vom Frühvormittag zum Mittag, wie es bei Tagesgang 6, 10. Januar 1938 (Fig. 5) zum erstenmal erkennbar ist. Der Gesamtzucker hat seinen tiefsten Wert um 12 Uhr, die Glukose erst um 14 Uhr, bei dieser erfolgt die Senkung zeitlich von 10—14 Uhr sehr gleichmäßig.

Im Februar (Fig. 4, Tagesg. 8) hat sich der niedrigste Wert im Kurvenbild noch weiter verschoben. Bei beiden Zuckern liegt das Minimum um 14 Uhr, bis 12 Uhr ist ein starker Anstieg vorhanden.

Die Absolutwerte sind von Monat zu Monat gestiegen, 160 mg als Höchstwert im November 1937 stehen 354 mg im Monat Februar 1938 gegenüber, das ist mehr als das Doppelte.

Die Ergebnisse der folgenden Versuche für *Rhododendron ferrugineum* am 15. März (Fig. 4, Tagesg. 10) und am 25. April (Fig. 5,

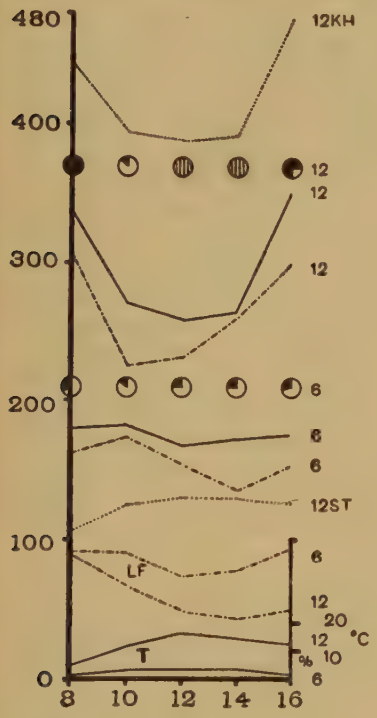

Fig. 5. *Rhododendron ferrugin.*
Glukose —.— und Invertz. — in ‰,
St. = Stärke, K.H. = Gesamt.-Kohlehydr.,
6 = 10. Jan. 38, 12 = 25. April 38, || Nebel.

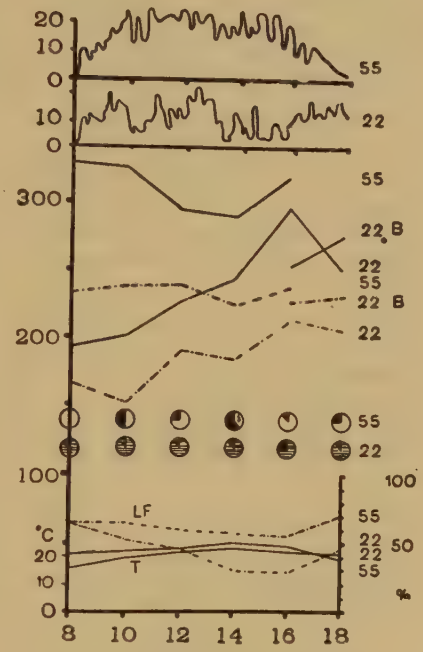

Fig. 6. *Rhododendron ferrugin.*
Glukose —.— und Invertz. — in ‰,
22 = 23. Mai, 55 = 3. August 38,
B = Blüte, = Dunst.

Tagesg. 12) bewegen sich durchschnittlich um den bereits im Februar erreichten Normalwert. Die Kurven sind an beiden Tagen ähnlich. Die Einbuchtungen sind tief und über den ganzen Tag ausgedehnt, schon um 10 Uhr ist in beiden Fällen der Zuckergehalt niedriger als um 8 Uhr. Bei Tagesgang Nr. 12 wurde auch die Stärke untersucht. Sie steigt von 8—10 Uhr an und hält sich von dieser Zeit

ungefähr auf gleicher Höhe bis zum Abend. Obgleich eine Stärkeabnahme des Mittags nicht vorhanden ist, wird die Einsenkung der Kohlehydratekurve im Laufe des Tages nicht beeinträchtigt. In ihrer Gesamtheit sinken die Kohlehydrate von 8—10 Uhr stark und steigen von 14—16 Uhr in derselben Stärke zu einem zweiten Höchstwert auf, der über dem Maximum des Morgens liegt.

Eingipflig mit dem höchsten Wert um 16 Uhr sind die Kurven der Glukose und des Invertzuckers am 23. Mai (Fig. 6, Tagesg. 22). Es war ein heller, windstiller Tag mit schwacher Bewölkung und leichtem Dunst. Der Anstieg des direkt reduzierenden Zuckers ist von 12—14 Uhr gehemmt, bei der Berechnung auf die Blattfläche, welche hier aus Raumgründen nicht angeführt ist, tritt sogar eine schwache Abnahme auf, der Gesamtzucker jedoch steigt mit großer Gleichmäßigkeit beinahe während des ganzen Tages und deshalb liegt der Wert um 18 Uhr sehr hoch über dem des Morgens um 8 Uhr. Da der Kurvenverlauf dieses Tagesganges sich weitgehend von allen anderen Versuchen unterscheidet, so ist es wahrscheinlich, daß bei der Probeentnahme der Blätter verschiedene Strauchäste benutzt wurden, die sich infolge des Alters in den Absolutwerten der Zucker unterschieden, so daß der letzte Kurventeil im Ordinatensystem nach oben verschoben ist. Bei einigen krautigen Pflanzen zeigte sich diese Erscheinung des öfteren und die Ergebnisse wurden in diesem Falle nicht berücksichtigt. Die an diesem Tage eingesammelten Blütenproben von *Rhododendron* paßten sich in ihrer Höhe den Durchschnittswerten des direkt reduzierenden Zuckers und des Invertzuckers an.

Tabelle 1.

Rhododendron ferrugineum 22. Juni 1938 (45).

Zeit	Himmelsbedeckung	T. d. L. °C	T. d. B. °C	L. F. %	Glukose 1 g Tr.	Ges.Z. 1 g Tr.	Ges.Z. 100 qcm
8	1/5	22	20	64	227	286	286
10	1/5	25	21	57	225	297	279
12	1/5	27	24	52	240	308	287
14	1/5	28	26	45	227	294	283
16	3/4	27	27	47	256	354	319
18	1/4	24	25	68	253	328	316

Der Tagesgang Nr. 45 vom 22. Juni (Tabelle 1) zeigt ein normales Verhalten. Die mittägliche Einsenkung unter Berechnung auf das Trockengewicht erfolgt bei beiden Zuckern um 14 Uhr, die auf das Areal berechneten Werte zeigen den tiefsten Stand zwischen 10 und

12 Uhr. Gegen Abend, also nach 16 Uhr ist eine leichte Abnahme zu bemerken.

Durch den gewohnten Kurvenverlauf bestätigt der Tagesgang Nr. 55 (Fig. 6, 3. August 1938), daß die Aenderungen des Kohlehydratgehaltes im Verlauf eines Tages von den Witterungsverhältnissen ziemlich unabhängig sein müssen. Es war ein Tag mit Gewitterneigung, hoher Lufttemperatur, wechselnder Himmelsbedeckung und veränderlichen Winden. An Tagen mit starker Lichtstrahlung und geringer Himmelsbedeckung konnten ganz ähnlich verlaufende Tagesgänge ebenfalls festgestellt werden. Jedoch auch Versuchstage mit ausgesprochen schlechtem Wetter, an denen sogar Nebel vorhanden war, ergaben die gewohnte tiefeingebuchtete Zuckerkurve.

Tabelle 2.

Rhododendron ferrugineum 29. August 1938 (63).

Zeit	Himmels-bedeckung	T. d. L. ° C	T. d. B. ° C	L. F. %	Gluk. 1 g Tr.	Ges. Z. 1 g Tr.	Gluk. 100 qcm	Ges. Z. 100 qcm
8	8/8	15	16	94	218	256	319	373
10	8/8	16	17	88	251	297	366	435
12	8/8	18	18	90	249	292	378	445
14	4/8	19	19	77	262	311	398	471
16	2/8	19	19	74	254	301	373	440
18	1/8	18	19	87	243	306	353	443

Ein eingipfliger Kurvenverlauf mit dem höchsten Wert am Mittag oder mit gehemmtem Anstieg um die Mittagszeit trat bis jetzt ausschließlich an Tagen mit schönem Wetter und besten Assimilationsbedingungen ein. Am 29. August, Tagesgang 63, Tabelle 2 war jedoch der Himmel bedeckt, erst am Mittag erfolgte ein Aufklaren, Temperaturschwankungen waren gering, die Luftfeuchtigkeit hoch. Eine Einsenkung der Zuckerkurven gegen 12—14 Uhr ist an diesem Tage nicht vorhanden; denn Abnahmen von 5 mg mit späterer Zunahme können nicht als Kurveneinsenkung bei den hohen Absolutwerten von *Rhododendron* gewertet werden. Die am gleichen Tage von *Pinus* eingesammelten Nadeln (Tagesg. 62, Fig. 3), hatten bei gleichen äußeren Faktoren am gleichen Standort einen normalen Verlauf ergeben. Umso erstaunlicher sind die hohen Werte bei *Rhododendron* um 12 und 14 Uhr.

Tabelle 3 enthält Angaben über die Mengenverhältnisse an Zucker der Rhododendronblätter vom 11. November 1938. Glukose und Gesamtzucker steigen bis 12 Uhr an nnd verändern sich von dann ab nur

wenig, um am Abend leicht abzusinken. Bei der Berechnung aufs Areal ist zwischen 14 und 16 Uhr eine Einbuchtung vorhanden. Das Wetter war an diesem Tage schön, die Luftfeuchtigkeit hoch, morgens starker Nebel und niedrige Temperatur.

Tabelle 3.

Rhododendron ferrugineum 11. November 1938 (65)

Zeit	Wind	Himmels-bedeckung	T. d. L. ° C	T. d. B. ° C	L. F. %	Gluk. 1 g Tr.	Ges. Z. 1 g Tr.	Gluk. 100 qcm	Ges. Z. 100 qcm
8	1/8	Nebel	2	4	100	230	252	315	344
10	1	3/8	3	5	94	245	282	312	362
12	1/2	0	6	6	86	250	294	326	383
14	1	0	10	6	78	254	298	305	358
16	1	1/8	7	6	92	242	284	315	371

Bei einer Vergleichung der Untersuchungsergebnisse von *Rhododendron ferrugineum* im Verlauf eines Jahres ist festzustellen, daß im Winter 1937/38 die Schwankungen im Zuckergehalt der ersten Einsammlungen, also November, Dezember, gering sind. Die Kurven zeigen ganz leichte Einbuchtungen um 10 und 14 Uhr, sowie schwachen Anstieg um 12 Uhr. Im Januar verschiebt sich das vormittägliche Minimum 10 Uhr nach 12 Uhr, beim direkt reduzierenden Zucker sogar nach 14 Uhr, bis die vorherigen Einsenkungen vormittags 10 Uhr und frühnachmittags 14 Uhr zusammenfallen. Die Einsenkung wird sodann in den nächsten Monaten tiefer und breiter und erstreckt sich über mehrere Stunden in der Mittagszeit bis zum August. Eine Ausnahme bildet nur Tagesgang Nr. 22 vom 23. Mai 1938 (Fig. 6), dies lag jedoch wahrscheinlich am ungleichmäßigen Blattmaterial. Ende August ist trotz wenig schönen Wetters eine mittägliche Einsenkung nicht vorhanden, nur ein gehemmter Anstieg und im November 1938 ist vormittags ein Anstieg mit annähernd gleichen Werten bis zum Abend. Im März, April also beginnt anscheinend die Vegetationsperiode und ein am Tage bestimmten Schwankungen unterworfener Zuckergehalt der Blätter von *Rhododendron*. Im Winter bleibt der Gehalt in den Absolutwerten auf ungefähr gleicher Höhe und die festgestellten Schwankungen sind von geringer Bedeutung. Dies zeigen die Tagesgänge Nr. 2, 4, 6 aus dem Jahre 1937 und Tagesgang Nr. 65 aus dem Jahre 1938. Unter Nichtberücksichtigung der Winterproben zeigen von acht untersuchten Tagesgängen sechs eine deutliche Einsenkung um die Mittagszeit, ein Tages-

gang (22) kann nicht gewertet werden und einer ist gekennzeichnet durch gehemmten Anstieg von 12—14 Uhr (63). Die Untersuchung der Stärke ergab keine nennenswerte Abschwächung der Kurveneinbuchtung für Gesamtkohlehydrate. Aehnlich *Pinus montana* sind die Absolutwerte von *Rhododendron ferrugineum* im Laufe eines Jahres veränderlich. In den Wintermonaten November bis März ist der Anstieg ziemlich gleichmäßig, aber bedeutend (von ca. 150 auf 370). Im April sinken die Werte schwach, im Mai zur Zeit der Blüte nochmals um ca. 130 mg auf 1 g Trockengewicht, bewegen sich bis Juli auf dem erreichten Normalwert und sinken im August wiederum, jedoch nicht bis zur Tiefe des Vorjahres, sie sind vielmehr durchschnittlich um 80—100 mg höher im November 1938, als sie es im November 1937 waren. Der Normalwert ist bei *Rhododendron* demnach ca. 3—4 Wochen früher erreicht als bei *Pinus montana*.

Im Vergleich mit der Arbeit von Marthaler ergaben die Kohlehydratuntersuchungen bei *Rhododendron ferrugineum* im Tiefland ein ähnliches Bild wie im Gebirge. Der Normalwert ist zeitlich früher erreicht im Tal als in Hochlagen und ist mindestens ebenso hoch, im Frühjahr sind die Werte sogar erheblich höher; dies ist umso erstaunlicher, als die Absolutwerte vom Schachenmaterial fast immer über denen des Botanischen Gartens München lagen. Jedoch wurden die Blatteinsammlungen von Marthaler nur während einiger Sommermonate ausgeführt und es ist wahrscheinlich, daß die höchstmöglichen Zuckerwerte des Gebirges nicht festgestellt wurden. Sie können durchaus vor Monat Juli liegen. Auch kann es sein, daß die Rhododendronbüsche, welche bei dieser Arbeit in Benutzung waren, verhältnismäßig gute Assimilationsbedingungen hatten (sie standen sehr geschützt), und überdurchschnittshohe Normalwerte zeigen, unterscheiden sich doch schon verschiedene Aeste in ihren Absolutwerten der Kohlehydrate voneinander. Die Stärkewerte beider Arbeiten liegen auf gleicher absoluter Höhe. Die Disaccharide sind im Frühjahr gering, nehmen im Laufe des Winters stark zu bis zum Monat März, im folgenden Sommer sind sie veränderlich, bisweilen besteht der ganze Zucker zur Hauptsache aus direkt reduzierendem Zucker, jedoch nie in dem hohen Prozentsatz wie Marthaler bei seinen Untersuchungen feststellte. Der Kurvenverlauf von Glukose und Gesamtzucker für *Rhododendron ferrugineum* im Tiefland ist trotzdem genau wie bei Marthaler parallel, auch wenn die Disaccharidspanne bisweilen sehr viel größer ist.

3. *Saxifraga rotundifolia.*

Tabelle 4.

Saxifraga rotundifolia 5. Mai 1938 (20).

Zeit	Himmelsbedeckung	T. L. %	R. F. %	Gluk. Tr.	Ges.Z. Tr.	Gluk. Ar.	Ges.Z. Ar.	St. Tr.	St. Ar.	Ges. KH. Tr.	Ges. KH. Ar.
8	7/8	12	98	148	147	57	57	64	25	211	82
10	4/8	13	98	143	180	61	78	58	25	238	103
12	3/8	13	84	144	188	59	77	63	26	251	103
14	4/8	13	94	156	204	57	75	76	28	280	103
16	2/8	13	94	176	204	69	80	84	33	288	113
18	6/8	12	90	155	187	58	71	79	30	266	101

Nach ausführlicher Besprechung der Versuchsergebnisse von *Rhododendron ferrugineum* und *Pinus montana* werden von jetzt ab bei den noch zu behandelnden Pflanzen nur die wichtigsten Tagesgänge beschrieben werden, damit die Arbeit nicht zu umfangreich wird. Aus Tabelle 4, Tagesgang Nr. 20, vom 5. Mai 1938 ist ersichtlich, daß an diesem Tage der Gesamtzucker bei Berechnung aufs Trockengewicht einen eingipfligen Kurvenverlauf aufweist mit gehemmtem Anstieg während der Mittagszeit von 12—16 Uhr. Auch der direkt reduzierende Zucker zeigt keine deutliche Abnahme, sondern ein Maximum um 16 Uhr mit 176 mg ‰. Bei der Berechnung auf die Blattfläche als Bezugsgröße ist zwar eine Einsenkung um einige Milligramm feststellbar, welche jedoch nicht ausreicht, zusammen mit der, während des ganzen Tages beinahe gleichbleibenden Stärke, eine deutliche Einbuchtung am Mittag zu bewirken. So zeigt die Gesamtkohlehydratkurve einen gleichmäßigen Aufstieg bis zum Nachmittag 16 Uhr, die Blattarealwerte halten sich von 10—14 Uhr auf der Zahl 103, steigen bis 113 und fallen abends bis gegen 100 ab. An diesem Tage war das Wetter nicht besonders schön, bei starker Himmelsbedeckung, hoher Luftfeuchtigkeit und geringer Lichtintensität. Am Ende desselben Monats, Tagesgang Nr. 30 Fig. 7, erweist sich der Kurvenverlauf als normal, die Einbuchtung erstreckt sich über den größten Teil des Tages, der tiefste Wert liegt um 16 Uhr, gegen Abend erfolgt ein erheblicher Anstieg, es war ein Tag mit gleichbleibender Luft und Bodentemperatur, die Himmelsbedeckung nahm im Laufe der Stunden ab, die Lichtintensität schwankte stark.

Bei weitem günstiger waren die äußeren Faktoren am 21. Juni, Tagesgang Nr. 35, Fig. 7, Bewölkung beinahe null, Lichtregistrierlinie sehr gleichmäßig, die Temperaturen hoch, jedoch wenig schwankend.

Die Kurvenbilder von Glukose und Gesamtzucker sind einheitlich, sie entsprechen den Ergebnissen von Tagesgang Nr. 30, das Minimum ist um 14 Uhr, nur sind die Absolutwerte gesunken.

Einige Wochen später, Ende August, Tagesgang Nr. 58, Fig. 7, einem windstillen, wolkigen Tage, ist die Einsenkung ebenfalls deutlich, bis 12 Uhr starker Anstieg an Zuckern, bis 16 Uhr in demselben Maße ein Abfall, um 18 Uhr sind die Werte bereits wieder gestiegen

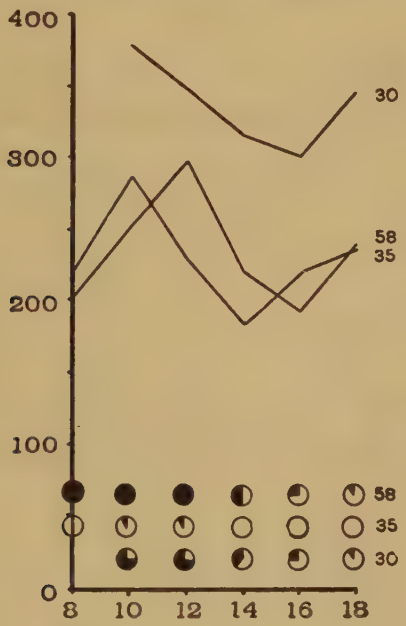

Fig. 7. *Saxifraga rotundifolia.*

Invertz. in ‰,
30 = 28. Mai 38, 35 = 21. Juni 38,
58 = 29. August 38.

Saxifraga rotundifolia erwies sich als eines der günstigsten Objekte zur quantitativen Bestimmung seiner Kohlehydrate neben *Hieracium villosum* und *Geum montanum*, weil die Bezugsgrößen Trockengewicht und Blattfläche sehr konstant sind. Deshalb sind bei *Saxifraga* in vorliegender Arbeit auch Untersuchungen des Nachts angestellt worden. Die Probeentnahme der Blätter erfolgte am 2. August durchgehend von morgens 8 Uhr bis zum 3. August morgens 8 Uhr im

Zeitabstand von zwei Stunden (Fig. 8, 50 53). Es war ein windstiller Tag mit wechselnder Bewölkung, die Nacht war sternklar, die Lichtstrahlung bis zum Mittag gleichmäßig, von 13—15 Uhr schwankend, die relative Feuchtigkeit nahm im Laufe des Tages wenig ab, des Nachts stieg sie zu hohen Prozenten an und erreichte am nächsten Morgen den Vortagswert, die Lufttemperaturen verliefen dementsprechend umgekehrt. Glukose und Invertzucker entsprechen sich in ihrem Verlauf weitgehend, die Disaccharidspanne ist gering, der ge-

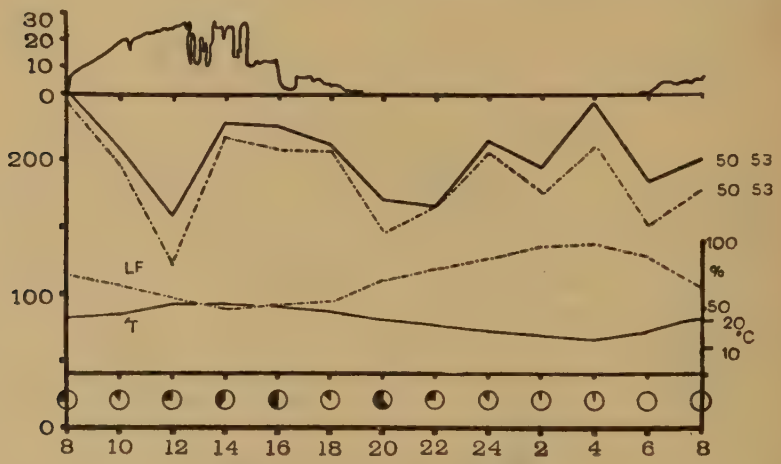

Fig. 8. *Saxifraga rotundifolia.*

Glukose —.— und Invertzucker — in ‰,
50—53 = 2.—3. August 38.

samte Kurvenverlauf beider Zucker ist parallel. Von der kleinen Abweichung nachts um 2 Uhr abgesehen, ist in einer Zeitfolge von 8—9 Stunden eine deutliche Abnahme zu verzeichnen, und zwar um 12 Uhr, 22 Uhr und zwischen 6 und 8 Uhr, in einem Zeitraum von 24 Stunden erfolgt also dreimal eine Kurvensenkung und anschließend eine Zuckerzunahme, bis der Höchstwert von einigen Stunden vorher erreicht ist. Diese Erscheinung kann nur dadurch erklärt werden, daß die Stärke die Kurveneinsenkungen des Zuckers abschwächt, denn nachts kann zwar eine Kohlehydratminderung durch Ableitung erfolgen, niemals jedoch ein Anstieg in dem starken Maße, wie er bei *Saxifraga rotundifolia* in diesem Falle sichtbar ist. Die ausgleichende Wirkung der Stärke ist auch von Marthaler des

öfteren beobachtet worden. Bei der Untersuchung eines Nachtganges von *Geum montanum,* bei dessen Besprechung später auf diese Fragen näher eingegangen wird, zeigte sich ein ganz ähnlicher Kurvenverlauf wie bei *Saxifraga.* Auch dort sind die starken nächtlichen Zuckerabnahmen nur durch einen hohen Gehalt an Stärke erklärbar. Der Kurvenverlauf an beiden Untersuchungstagen spricht für die schon von Marthaler angeführte Meinung, daß die Einsenkung der Kurven auf eine den Pflanzen eigene Periodizität zurückzuführen ist. Ein Einfluß äußerer Faktoren, wie Temperatur, Licht, Feuchtigkeit usw. konnte nicht mit Bestimmtheit nachgewiesen werden.

Den untersuchten Tagesgängen von *Saxifraga* ist mit Ausnahme des Tagesganges Nr. 20, Tabelle 4, die Zweigipfligkeit der Zuckerkurven gemeinsam. Die höchsten Werte liegen um 8 oder 10 Uhr und um 14 oder 18 Uhr, die tiefsten um 12, 14 oder 16 Uhr. Die Absolutwerte von Tagesgang Nr. 20 liegen sehr viel tiefer als bei allen anderen, wahrscheinlich weil an diesem Tage sehr junge Blätter für die Proben genommen werden mußten. Zur Zeit der Blüte sinkt die Absolutmenge der Zucker von *Saxifraga,* nimmt in den nächsten Monaten wiederum schwach ab und bleibt dann auf gleicher Höhe. Eine Steigerung im Laufe der Vegetationsperiode findet also bei *Saxifraga* nicht statt. Ein Vergleich der Ergebnisse mit denen von Marthaler ergibt, daß der Normalwert des Zuckergehaltes der Blätter von *Saxifraga* im Tiefland nicht wesentlich unter denen liegt, die im Gebirge festgestellt werden. Die Stärkewerte sind im Tal ein wenig niedriger und zeichnen sich aus durch geringe Schwankungen im Laufe eines Tages. Dadurch werden bisweilen die Unterschiede im Zuckergehalt abgeschwächt und die mittägliche Einsenkung, wenn sie nicht tief genug ist, ausgeglichen, wie Marthaler es ebenfalls feststellt. Jedoch sei noch einmal darauf hingewiesen, daß dieser Fall selten ist und daß die regelmäßige mittägliche Zuckerabnahme sich in Hochlagen wie im Tal in gleicher Weise zeigt, die Kurvenbilder entsprechen sich weitgehend, trotzdem die klimatischen Bedingungen im Gebirge sich sehr unterscheiden von denjenigen im Tiefland, ein Zeichen dafür, daß die Schwankungen im Kohlehydratgehalt der Pflanze arteigen und fixiert sind.

4. *Geum montanum.*

Geum montanum wurde zum erstenmal untersucht am 3. Mai 1938 (Tabelle 5). Es war ein wolkiger Tag mit Neigung zu Niederschlägen, zeitweiligem starken Wind und geringer Sonnenstrahlung, die relative Feuchtigkeit war verhältnismäßig tiefprozentig. An diesem Tage zeigt

der Kohlehydratgehalt normales Verhalten, das Maximum liegt in allen Fällen vormittags um 8 Uhr, nachmittags um 16 Uhr oder zwischen 16 und 18 Uhr. Dazwischen liegt ein Minimum meist um 12 Uhr, bisweilen etwas früher oder auch ein wenig später. Die Stärke schwankt nur wenig, verändert die Gesamtkohlehydratkurve jedoch kaum. Diese erreicht ihren tiefsten Wert zwischen 10 und 12 Uhr, steigt im Laufe des Nachmittags über das vormittägliche Maximum an und sinkt gegen 18 Uhr wieder auf den Wert des Frühmorgens. Die Assimilatableitung kann demnach des Nachts nicht groß sein.

Tabelle 5.

Geum montanum 3. Mai 1938 (16).

Zeit	Himm.-bedeckung	T. L. %	T. B. %	R. F. %	Gluk. Tr.	Ges. Z. Tr.	Gluk. Ar.	Ges. Z. Ar.	St. Tr.	St. Ar.	Ges. KH. Tr.	Ges. KH. Ar.
8	4/8	8	8	59	188	271	188	272	109	109	380	381
10	5/8	9	8	53	164	261	153	254	98	91	359	336
12	3/8	9	7	55	156	238	156	238	99	99	337	337
14	6/8	12	11	37	176	259	182	267	98	100	357	367
16	6/8	13	12	30	178	290	187	304	115	121	404	425
18	8/8	12	10	36	185	254	193	265	105	110	359	375

Die Tagesgänge Nr. 27, 36, 60, Fig. 9, waren eingesammelt worden an Tagen unter verschiedenen klimatischen Verhältnissen. Am 26. Mai fiel ein gleichmäßig feiner Landregen, die Lufttemperatur bewegte sich zwischen 11 und 13 Grad Celsius, die Bodentemperatur betrug während des ganzen Tages 12 Grad, die Lichtstrahlung war die geringste aller Versuchstage des ganzen Sommers. Der 21. Juni war demgegenüber einer der schönsten Tage mit Luft- und Bodentemperaturen über 20 Grad, starker Sonne und mittlerer Luftfeuchtigkeit. Zwischen beiden nahm der 29. August eine Mittelstellung ein, vormittags war der Himmel bedeckt, nachmittags nur zum Teil, Luft- und Bodentemperatur zwischen 15 und 18 Grad, Luftfeuchtigkeit hoch und schwacher Wind. Trotz dieser Vielfältigkeit in den äußeren Faktoren sind die Kohlehydratschwankungen an allen drei Tagen einheitlich. Auf die Blattfläche und auf das Trockengewicht bezogen ergeben sowohl der direkt reduzierende Zucker wie auch die Saccharose einen Tiefstwert um 12 bezw. 14 Uhr, gegen Abend sind die Werte nicht weit über dem des morgendlichen Höchststandes. Für Tagesgang Nr. 60 ist zu bemerken, daß die Einsammlung um 14 Uhr und 16 Uhr wahrscheinlich aus Blattmaterial bestand, welches in seinen Absolutzuckerwerten über dem durchschnittlichen Normalwert

lag. Durch verschiedene Blattdicke ist der hohe Anstieg nicht verständlich, weil auch die Arealwerte überhoch liegen. Bei dünnen Blättern, welche für das Trockengewicht diese Erscheinung erklären würden, da bei hohem Areal gute Assimilationsleistung erfolgt, müßten nämlich die Flächenergebnisse viel niedriger sein, denn dünne Blätter

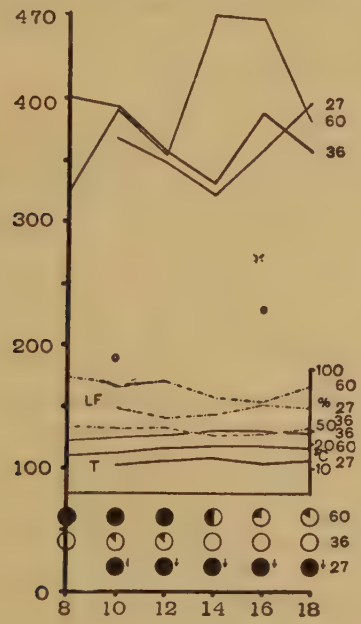

Fig. 9. *Geum montanum.*

Invertz. in ‰,
27 = 26. Mai 38, o = Blüte vom 26. 5. 38
36 = 21. Juni 38,
60 = 29. August 38, x = Blüte vom 29. 8. 38.

haben ein hohes Areal. Von Tagesgang Nr. 27 wurden zwei, von Tagesgang Nr. 60 eine Blütenprobe eingesammelt, um zu sehen, wie die Zucker zur Zeit der Blüte verteilt sind. Die Probeentnahme geschah in der Weise, daß die Blüten mit dem Kelch am Ende des Stieles abgeschnitten und mit großer Vorsicht getrocknet wurden, um eine chemische Veränderung in den zarten Geweben einzuschränken. Es zeigte sich, daß die Ergebnisse weit unter den Blattwerten liegen, sie betragen kaum mehr als die Hälfte, daher ist es

verständlich, daß bei *Geum montanum* die Blattzucker in ihrer absoluten Höhe während der Blütezeit nicht sinken, wie es z. B. bei *Saxifraga* der Fall ist, es erfolgt vielmehr gleich zu Beginn der Vegetationsperiode ein schneller Anstieg bis zum Normalwert, der dann während des ganzen Sommers gewahrt bleibt.

Genau wie bei *Saxifraga* wurde auch von *Geum* der Blattzuckergehalt in der Nacht vom 2. auf den 3. August untersucht. (Fig. 10,

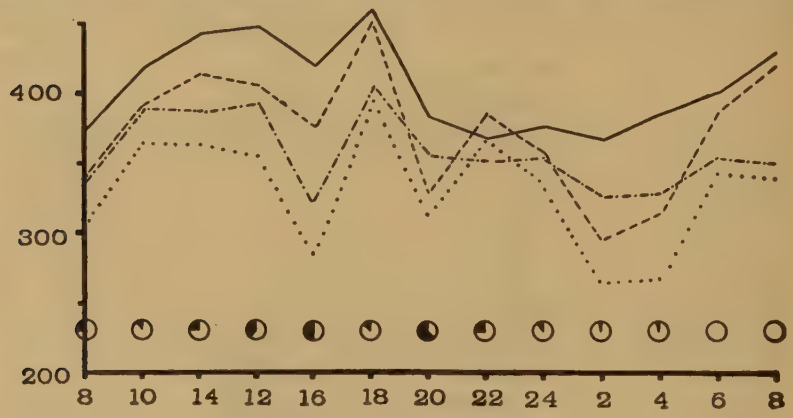

Fig. 10. *Geum montanum.*

Glukose —.— und Invertz. — in ‰,
Glukose . . . und Invertz. ——— a. Areal.
49,52 = 2.—3. August 38.

Tagesg. 49,52) Witterungsangaben siehe dort! (Fig. 8). *Geum* weist an diesem Untersuchungstag ein ähnliches Kurvenbild auf wie *Saxifraga*. Die Gleichartigkeit tritt bei den Arealwerten stärker in Erscheinung als bei den Trockengewichtergebnissen. Da am Tage die Einsenkung etwas später liegt als gewöhnlich, nämlich zwischen 14 und 16 Uhr, rückt das zweite Minimum um 20 Uhr etwas näher an das erste heran als bei *Saxifraga*. Die dritte Kurveneinbuchtung von 2 bis 6 Uhr ist ebenfalls deutlich sichtbar, sie erstreckt sich sogar 20 mg weit tiefer als am Tage um 16 Uhr. Wie bei *Saxifraga* so müssen auch hier die Veränderungen im Zuckergehalt des Nachts auf einen ausgleichenden Einfluß der Stärke zurückgeführt werden. Auf die Parallelität der Glukose und Invertzuckerkurve an diesem Tage während 24 Stunden sei nochmals hingewiesen.

Allen untersuchten Tagesgängen von *Geum* ist unabhängig vom Wetter eine Kohlehydratabnahme um die Mittagszeit gemeinsam, die

Einsenkung zeigt sich sowohl beim direkt reduzierenden Zucker, wie bei der Saccharose und der Stärke. Besonders auffällig sind die hohen Absolutwerte, welche im Tiefland während der Vegetationsperiode um ca. 10 Prozent unter denen im Gebirge liegen. Der Normalwert für die Stärke entspricht demjenigen in den Hochlagen, sodaß die Gesamtkohlehydrate für *Geum* in dieser Arbeit ca. 10 Prozent tiefer sind, als Marthaler sie festgestellt hat.

5. *Hieracium villosum.*

Tabelle 6.

Hieracium villosum 5. Mai 1938 (15).

Zeit	Himmelsbedeckung	Gluk. Tr.	Ges.Z. Tr.	Gluk. Ar.	Ges.Z. Ar.	St. Tr.	St. Ar.	Ges. KH. Tr.	Ges. KH. Ar.
8	7/8	62	63	32	33	52	27	115	60
10	4/8	62	75	34	41	89	48	164	89
12	3/8	63	80	34	42	90	47	170	89
14	4/8	60	75	32	39	106	56	181	95
16	2/8	66	80	33	40	123	62	203	102
18	6/8	68	83	34	41	117	58	200	99

Tagesgang Nr. 20, Tabelle 4 hat gezeigt, daß am 5. Mai bei *Saxifraga* die mittägliche Kurveneinsenkung nicht vorhanden ist, sondern nur ein gehemmter Anstieg um die Mittagszeit. Die am selben Tage eingesammelten Blätter von *Hieracium villosum*, Tabelle 6 (15), weisen ganz ähnliche Kohlehydrat-Schwankungen auf, wie ein Vergleich von Tabelle 4 mit Tabelle 6 ergibt. Die Zucker steigen des Vormittags an, sinken um 14 Uhr um einige Milligramm und sind dann bis zum Abend kaum veränderlich. Die Stärke nimmt morgens zwischen 8 und 10 Uhr stark zu, den Rest des Tages nur wenig, die Gesamtkohlehydratkurve ist eingipflig mit dem höchsten Wert um 16 Uhr, um 18 Uhr ist eine schwache Abnahme vorhanden, die Arealwerte ergeben ein Gleichbleiben um 10 und 12 Uhr und somit einen gehemmten Anstieg, ebenso wie Tagesgang 20, Tabelle 4. Ohne den noch zu besprechenden Untersuchungsergebnissen vorgreifen zu wollen, mag schon jetzt mitgeteilt werden, daß bei dem am gleichen Tage eingesammelten Blattmaterial von *Gentiana lutea* und *Anthyllis vulneraria* die Glukose und der Gesamtzucker zwischen 12 und 14 Uhr ebenfalls nicht weniger werden. Daß gerade an diesem Tage alle Untersuchungen sich durch die Gleichartigkeit ihrer Ergebnisse in ausgeführter Weise auszeichnen, ist auffällig, umsomehr, als die Wit-

terungsverhältnisse, die bei Tagesgang Nr. 20 genau angegeben sind, nicht abnorm waren. Die Neigung nach eingipfligem Kurvenverlauf besteht zumeist sogar bei ausgesprochen schönem Wetter; dies war jedoch nicht am 5. Mai. Es müssen also andere Faktoren wirksam sein, die den Verlauf des Zuckers zu beeinflussen geeignet sind. Bei dem Vergleich der Ergebnisse wird diese Frage noch besprochen.

Nähere Angaben über das Wetter der Versuchstage vom 28. Mai finden sich bei *Saxifraga*, Tagesgang 30, vom 21. Juni und 29. August bei *Geum*, Tagesgang 36 und 60. Im Mai und Juni Fig. 11 (28, 31)

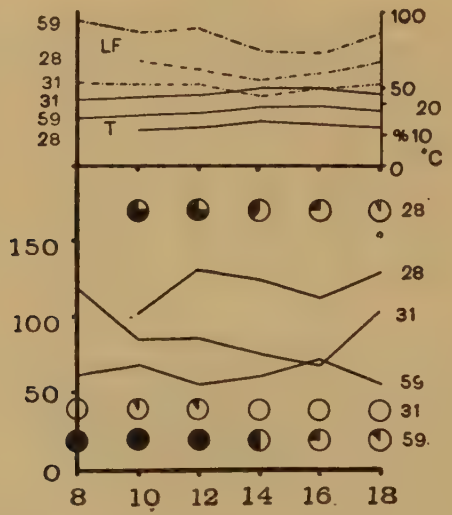

Fig. 11. *Hieracium villosum.*

Invertz. in ‰,
28 = 28. Mai 38, 31 = 21. Juni 38,
59 = 29. August 38 0 = Blüte.

sinken die Zucker der Hieraciumblätter von 12 Uhr ab bis zum tiefsten Wert um 16 Uhr, im August (59) liegt das Minimum bereits um 12 Uhr, das zweite Maximum nachmittags um 16 Uhr. Nur bei Tagesgang Nr. 28 liegen die Abendwerte über denen des Morgens, an den beiden anderen Tagen sind sie gleich hoch. Untersuchungen, welche am 21. Juni 1938 an den Blüten der blühenden Pflanze angestellt wurden, ergaben, daß der Zuckergehalt der Blüten sehr weit über dem der Blätter liegt, wie die Zahlen von Tabelle 7 beweisen.

Tabelle 7.

Glukose und Gesamtzucker der Blüten und Blätter von *Hieracium villosum* am 21. Juni 1938 (31, 32) bezogen auf Tr. Gew.

Zeit		8	10	12	14	16
Ges. Z.	Blüten	188	195	206	166	216
Ges. Z.	Blätter	118	88	87	77	70
Gluk.	Blüten	168	159	162	135	150
Gluk.	Blätter	63	63	54	49	44

Aus diesem Grunde nimmt zur Zeit der Blüte bei *Hieracium villosum* die absolute Höhe der Zucker ab. Da nun die Blütezeit sich über den ganzen Sommer erstreckt, so nimmt im Anfang der Vegetationsperiode der Zuckergehalt schnell zu, der Standardwert ist in einigen Wochen erreicht und sinkt dann von Monat zu Monat langsam bis in den Herbst.

Fig. 12 gibt einen Ueberblick über die Zuckerschwankungen bei *Hieracium villosum* im Laufe eines Tages, wie sie bei *Saxifraga rotundifolia* und *Geum montanum* beschrieben wurden, ebenfalls untersucht in der Zeit vom 2. August 8 Uhr bis zum 3. August 8 Uhr.

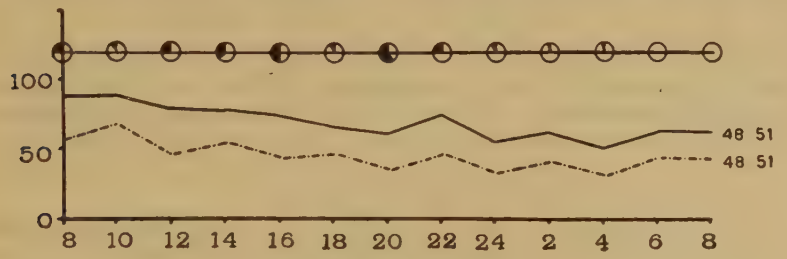

Fig. 12. *Hieracium villosum.*

Glukose —.— und Invertz. — in ‰,
48, 51 = 2.—3. August 38.

Der Gehalt ist während der 24 Stunden nahezu gleichbleibend, von Einsenkungen, welche die erlaubte Fehlergrenze infolge ungleichmäßigen Blattmaterials weit überschreiten, kann man nicht sprechen, dies ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß die Absolutwerte sehr niedrig sind.

Eine genaue Betrachtung der drei während 24 Stunden untersuchten Tagesgänge vom 2. auf den 3. August 1938 ergibt, daß die Kurveneinsenkung am Tage sich von denen des Nachts deutlich unterscheidet.

Bei *Saxifraga rotundifolia* ist die Abnahme von 8—12 Uhr stark und gleichmäßig, der Anstieg von 12—14 Uhr erfolgt in der selben Weise, die späteren Einsenkungen sind wohl tief, jedoch nicht mehr so scharf und klar, der Kurvenverlauf ist mehr abgerundet, und wenn man von den kleinen Abweichungen absieht, ist eine tiefe Einbuchtung des Nachts mit morgendlichem Anstieg erkennbar. Bei *Geum montanum* sind die drei beschriebenen Tiefstwerte aufs Areal bezogen sehr viel mehr ausgeprägt als bei der Berechnung aufs Trockengewicht. Dies ist jedoch, wie schon angeführt wurde, die bei weitem bessere Bezugsgröße und muß als Grundlage gewertet werden. So ergibt sich auch für *Geum* eine klare Einsenkung des Tages zwischen 14 und 16 Uhr und eine nächtliche gleichmäßige Zuckererniedrigung mit einer Zunahme gegen Morgen. Selbst bei *Hieracium villosum,* welches an diesem Versuchstage nur geringe Schwankungen aufweist, sind des Nachts die Werte um einige Milligramm tiefer liegend als am Tage und sie steigen von 4—8 Uhr wieder schwach an, so daß die Vortagshöhe beinahe wieder erreicht wird.

Im Durchschnitt liegen die Zuckerwerte von *Hieracium villosum* während der Vegetationsperiode im Tiefland unter 100‰, nur Tagesgang Nr. 28 liegt höher. Im Gebirge bewegen sie sich zwischen 100 und 130‰. Da die Stärke diesen Unterschied nicht ausgleicht, so erweisen sich die Gesamtkohlehydrate von *Hieracium* im Tal um ca. 30% niedriger als in Hochlagen. Nach den Ergebnissen von Marthaler wie nach den Ergebnissen in dieser Arbeit ist die mittägliche Einsenkung bei *Hieracium* weniger stark ausgeprägt als bei den meisten anderen Versuchsobjekten. Die Stärke zeigt mittags keine Abnahme, ihr Maximum liegt zwischen 14 und 16 Uhr, erst gegen Abend ist eine schwache Senkung vorhanden.

Alle Untersuchungen der am 5. Mai 1938 eingesammelten Blattproben haben, wenn nicht gerade eingipfligen Kurvenverlauf, so doch einen gehemmten Anstieg um die Mittagszeit, auf keinen Fall jedoch eine deutliche Zuckerabnahme des Mittags ergeben. In den klimatischen Faktoren dieses Tages kann nicht die Ursache zu suchen sein. Es bleibt die allen am 5. Mai eingesammelten Tagesgängen gemeinsame Erscheinung des geringen Zucker- und Stärkegehaltes der Blätter in ihrer absoluten Höhe zu erwägen übrig. Der 5. Mai war der erste Blattlesetag der sommergrünen Krautgewächse. Die Pflanzen waren jung, unausgewachsen, die Blätter klein, dünn, mit wenig Chlorophyll. Aus diesem Grunde sind an diesem Tage die Absolutwerte des Zuckers niedrig. Schon einige Wochen später erweisen sie sich als bedeutend höher. Bei der Besprechung von *Rhododendron ferrugineum* wurde bereits ausgeführt, daß in den Wintermonaten,

während welchen die Zuckermengen in den Blättern gering sind, die Schwankungen im Kohlehydratgehalt nicht groß sind. *Pinus montana* zeigt im Monat März (Tagesg. 9, Fig. 1) kurz vor Beginn seiner Vegetationsperiode, deutlich eingipfligen Zuckerkurvenverlauf. Verminderte Assimilatableitung mag in diesem Fall am Ende einer Schönwetterperiode eine große Rolle spielen, auffällig ist jedoch, daß bei monatlich steigenden Absolutzuckerwerten die mittägliche Einsenkung tiefer und die Eingipfligkeit selten wird, selbst bei schönstem Wetter. Dies bestätigt sich bei allen Versuchspflanzen. Der Kohlehydratgehalt der Blätter ist in erster Linie abhängig von der Assimilation selbst und in zweiter Linie von der Assimilatableitung aus den Blättern. Die Neigung nach Eingipfligkeit der Zuckerkurven bei jungen, schnell wachsenden Pflanzen ist demnach wahrscheinlich zurückzuführen auf geringe Assimilatableitung während des Tages und gleichzeitiger starker Assimilation zufolge niedriger Absolutwerte. Daß die Assimilatableitung am 5. Mai während des Tages gering und des Nachts größer sein mußte, wird außerdem noch bewiesen dadurch, daß bei allen Blattuntersuchungen dieses Tages die Abendwerte weit über den Morgenwerten liegen.

6. *Rumex alpinus* und *Crepis montana*.

Rumex alpinus und *Crepis montana* können zusammen besprochen werden; denn nur ein Teil des untersuchten Blattmaterials beider Pflanzen zeigt brauchbare Ergebnisse. Dies kommt daher, weil einzelne Blätter von ein und derselben Pflanze ganz verschiedenen Zuckergehalt besitzen können.

Tabelle 8.

Gesamtzucker von *Rumex alpinus* (25, 38, 46) bezogen auf Tr. Gew.

Zeit	8	10	12	14	16	18
26. 5. 38 (25)	—	121	147	164	167	179
22. 6. 38 (38)	210	202	241	214	244	246
2. 8. 38 (46)	194	167	155	191	172	150

Für die Analysierung von *Crepis* war es aber nötig, mehrere Blätter in Gebrauch zu nehmen, weil ein Blatt für eine mehrmalige Probeentnahme zu klein war. Bei *Rumex* hätte an sich ein einziges Blatt für sechs Einsammlungen reichen können, jedoch war es nicht ratsam, öfter als zweimal ein gleiches Blatt zu benutzen, weil durch die Ver-

Tabelle 9.

Gesamtzucker von *Crepis montana* (14, 26, 37, 47) bezogen auf Tr. Gew.

Zeit	8	10	12	14	16	18
3. 5. 38 (14)	194	125	171	141	185	153
26. 5. 38 (26)	—	85	111	113	136	131
21. 5. 38 (37)	110	114	111	90	113	123
2. 8. 38 (47)	82	78	100	111	108	63

wundung beim jedesmaligen Abschneiden von ca. 80—100 qcm Blattfläche, Assimilation, Atmung und Ableitung gestört und damit die Kohlehydrat-Schwankungen verändert werden. So sind die Ergebnisse bisweilen uneinheitlich, die Kurven brechen zu irgend einer Tageszeit ab und setzen sich im Ordinatensystem nach oben oder unten verschoben fort (z. B. Tagesg. 14, Tabelle 9). Trotzdem ist, wenn die nicht angeführten Tagesgänge mit berücksichtigt werden, bei beiden Pflanzen zumeist der Kohlehydrat-Kurvenverlauf normal. Tagesgang Nr. 38 und 46, beide Tabelle 8, zeigen die mittägliche Einsenkung deutlich, Tagesgang Nr. 38 um 14 Uhr mit 214‰, Tagesgang Nr. 46 um 12 Uhr mit 155‰. Ebenso nimmt bei *Crepis montana* am 21. Juni (37, Tabelle 9) nach leichtem Anstieg von 8—10 Uhr der Zuckergehalt bis 14 Uhr um 24 mg ab und steigt dann bis zum Abend 18 Uhr wieder auf den Wert 123‰. Bemerkenswert ist als Ergänzung der Ausführungen von Seite 30, daß am 26. Mai *Rumex* sowie *Crepis* bei niedrigen Absolutwerten keine mittägliche Gesamtzuckerabnahme erfahren (Tabelle 8, 9, Tagesg. 25, 26), beider Zuckergehalt steigt während des Tages, *Rumex* bis 18 Uhr auf 179‰, *Crepis* bis 16 Uhr auf 136‰. *Rumex* war bis zu diesem Zeitpunkt sehr jung und noch im Wachsen begriffen, *Crepis* stand bereits in Blüte und hatte deshalb niedrigen Zuckergehalt. Die Rumexblüten sind verhältnismäßig zuckerarm, ihr Gehalt liegt um ca. 100 mg unter dem der Blätter (Tabelle 10). Blüten und Blätter wurden am gleichen Tage untersucht. Da die Blüten den mächtigen Blättern gegenüber unscheinbar sind und zudem noch wenig Zucker enthalten, sinken die Absolutwerte der Kohlehydrate in den Blättern von *Rumex alpinus* zur Zeit der Blüte nicht.

Die Hauptmenge des Zuckers besteht bei *Rumex alpinus* aus direkt reduzierendem Zucker, bei *Crepis montana* ist die Disaccharidspanne größer, die Glukose beträgt ungefähr die Hälfte des Gesamtzuckers. Die Kurven der direkt reduzierenden Zucker und der Gesamtzucker ändern sich bei diesen beiden Pflanzen stets völlig gleichartig. Im

Tabelle 10.

Glukose u. Gesamtzucker der Blüten und Blätter von *Rumex alpinus* am 22. Juni 1938 (38, 39) bezogen auf Tr. Gew.

Zeit		10	12	14	16
Ges. Z.	Blüte	137	134	136	138
Ges. Z.	Blatt	202	241	214	244
Glukose	Blüte	113	111	110	107
Glukose	Blatt	177	206	172	214

Laufe des Sommers bleibt die Höhe der Kohlehydrate bei *Rumex* ziemlich gleich, bei *Crepis* nimmt sie nach dem Herbst zu langsam ab. Ein Vergleich der Tieflandwerte mit den Hochgebirgsergebnissen bestätigt die schon angeführte Feststellung für *Rumex*, daß der Kohlehydratgehalt der Blätter im Tiefland niedriger ist, *Crepis montana* erweist sich als etwa gleich hoch.

7. *Anthyllis vulneraria.*

Zu den gefundenen Werten von *Anthyllis vulneraria* ist zu bemerken, daß mit Ausnahme des Einsammlungstages vom 5. Mai, an welchem der Kohlehydratgehalt der Blätter im Laufe des Tages genau wie bei *Saxifraga rotundifolia* und *Hieracium villosum* steigt, die Höchstwerte von Glukose und Gesamtzucker morgens um 8 oder 10 Uhr und nachmittags um 14 oder 16 Uhr liegen (Fig. 13, Tagesg. 29, Tabelle 11), dazwischen befindet ich sein Tiefstwert um 12 Uhr am 28. Mai, am 21. Juni ist der Abfall des Zuckers um 12 Uhr schwach und stellt nicht den tiefsten Wert des Vormittags dar. Bezeichnend ist für den Tagesgang am 5. Mai 1938 (Fig. 13), daß die Stärke im Kurvenverlauf von 8—12 Uhr dem ansteigenden Invertzucker entgegengesetzt verläuft, um 14 Uhr dessen Stand erreicht und auch dann noch bis 16½ Uhr tiefer liegt. Trotzdem nehmen die Gesamtkohlehydrate vormittags langsam zu, von Mittag ab schneller, eine Stauung ist bis 14 Uhr jedoch nicht vorhanden. Die Abendwerte dieses Tages liegen sehr hoch über den 8 Uhr-Ergebnissen, ein Zeichen, daß die Assimilatableitung am 5. Mai während des Tages nicht groß war (s. S. 31). In Tabelle 11 sind die Gesamtzucker für Blatt und Blüte einander gegenüber gestellt. Die Blüten enthalten ungefähr die Hälfte mehr Zucker als die Blätter am selben Tage. Der Absolutwert des Gesamtzuckergehaltes der Blätter sinkt zur Zeit der Blüte nur wenig. *Anthyllis Vulneraria*, welches im Reservegarten gezogen wurde und überaus üppig wuchs, welkte

kurz nach der Blüte sehr schnell und konnte im August nicht mehr für die Untersuchung benutzt werden.

Tabelle 11.

Gesamtzucker der Blüten und Blätter von *Anthyllis Vulneraria* am 21. Juni 1938 (33, 34) bezogen auf Tr. Gew.

Zeit		8	10	12	14	16	18
Ges.Z.	Blüte (34)	147	170	198	185	166	185
Ges.Z.	Blatt (33)	96	110	107	124	103	101

Im Allgemeinen ist im Tiefland der Zucker- und Stärkegehalt der Blätter von *Anthyllis Vulneraria* bedeutend niedriger als im Gebirge. Die Höhe des Zuckergehaltes bleibt während der Vegetationsperiode ziemlich gleich. Die mittägliche Einsenkung ist bei den meisten Tagesgängen, auch bei den nicht angeführten, deutlich, der niedrigen Absolutwerte halber jedoch nicht sehr tief.

8. *Gentiana lutea.*

Alle in dieser Arbeit angeführten Tagesgänge von *Gentiana lutea* finden sich in Fig. 14. Für jeden Tagesgang wurden die Blätter nur von einer Pflanze genommen. Solange *Gentiana* im Wachsen begriffen war, ist der Gehalt der Blätter an Zuckern nicht groß und die mittägliche Einsenkung tritt nicht deutlich hervor (19,24). Bei Tagesgang Nr. 19 steigt der Gesamtzucker bis 12 Uhr an und bleibt dann während des ganzen Tages beinahe gleich hoch. Die Stärke liegt bedeutend tiefer und fällt zwischen 14 und 16 Uhr stark ab. Dementsprechend zeigen die Gesamtkohlehydrate ebenfalls ein Minimum zwischen 14 und 16 Uhr. Hier übt also die Stärke, wie es schon öfter beobachtet werden konnte, eine vertiefende Wirkung auf die Gesamtkohlehydratkurve aus. Am 23. Mai (24) ist der Anstieg gleichmäßig, zwischen 12 und 14 Uhr tritt aber eine Verzögerung ein. Möglicherweise ist ein schwaches Absinken vorhanden, das jedoch nicht beim zweistündigen Einsammeln erfaßt werden konnte. Die Blattproben, die der ausgewachsenen Pflanze entnommen wurden, ergaben bei der Untersuchung Kurvenbilder von durchaus gewohntem Verlauf. Am 22. Juni, Tagesgang Nr. 40, steigt der Invertzucker von 8 bis 10 Uhr und fällt bis 14 Uhr gleichmäßig, nicht sehr tief, aber sichtbar, um 16 Uhr ist er bereits wieder gestiegen, um 18 Uhr dürfte das zweite Maximum des Tages erreicht sein. Gleichzeitig mit den

Blättern wurden an diesem Tage auch Blüten für die Analysierung hergerichtet. (41). Ihr Zuckergehalt liegt weit über dem der Blätter, die einzelnen Proben ergaben zur verschiedenen Tageszeit unterschiedliche Ergebnisse, demnach ist je nach dem Sitz der Blüten ihr quantitativer Zuckergehalt wechselnd. Nach den Aufzeichnungen aus dem Freilandtagebuch enthalten die Blüten, die der Spitze des Stengels entnommen wurden, mehr Zucker, als die zu unterst eingefügten Blüten, eine Feststellung, die sich bei *Veratrum album* bestätigt.

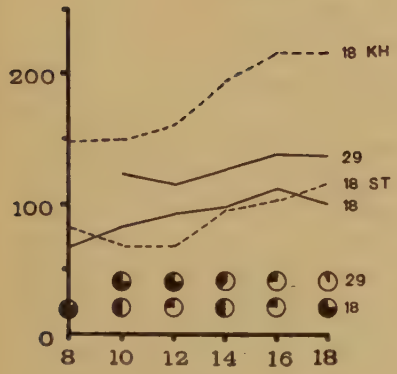

Fig. 13. *Anthyllis vulneraria.*

Invertz. in ‰,
St. = Stärke, K.H. = Gesamt-Kohlehydr.
18 = 5. Mai 38, 29 = 28. Mai 38.

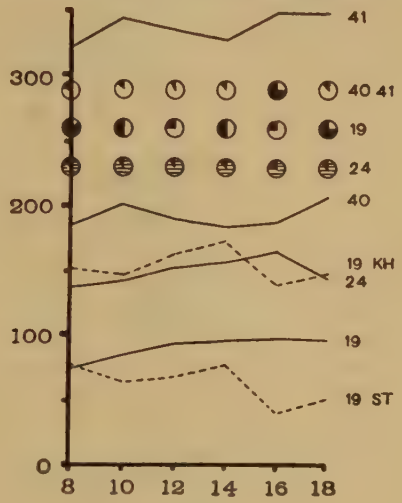

Fig. 14. *Gentiana lutea.*

Invertz. in ‰,
St. = Stärke, K.H. = Gesamt-Kohlehydr.,
19 = 5. Mai 38, 24 = 23. Mai 38,
40 = 22. Juni 38, Blatt,
41 = 22. Juni 38, Blüte, = Dunst.

Die Zuckermenge steigt in den Blättern von *Gentiana lutea* von Monat zu Monat und erreicht im August eine Höhe, wie sie Marthaler im Gebirge nicht nachweisen konnte, obgleich bei ihm ebenfalls im August der Höchstwert eintrat. Folgende Zahlen mögen dies erhärten: 5. Mai 78, 23. Mai 166, 22. Juni 207, 3. August 280 ‰ Trotzdem sind durchschnittlich die Werte im Tiefland niedriger als am Schachen. Bei *Gentiana lutea* ist, Marthaler betont dies in seiner Arbeit ebenfalls, die Senkung im Kohlehydratgehalt der Blätter sehr wenig tief ausgeprägt. Eine Anhäufung von Kohlehydraten trat nie ein, die Schwankungen waren stes gering.

9. *Veratrum album.*

Ein Blick auf Fig. 15 macht klar, wie gleichmäßig der Kurvenverlauf der Kohlehydrate in den Blättern von *Veratrum album* während des ganzen Sommers ist. Am 3. Mai, Tagesgang Nr. 17, erstreckt sich die Einsenkung der Invertzuckerkurve von 10 bis 16 Uhr mit dem tiefsten Wert um 14 Uhr. Die Stärke hat bereits um 12 Uhr deutlich abgenommen. Im Gesamtkohlehydratgehalt resultiert eine tiefe Einsenkung

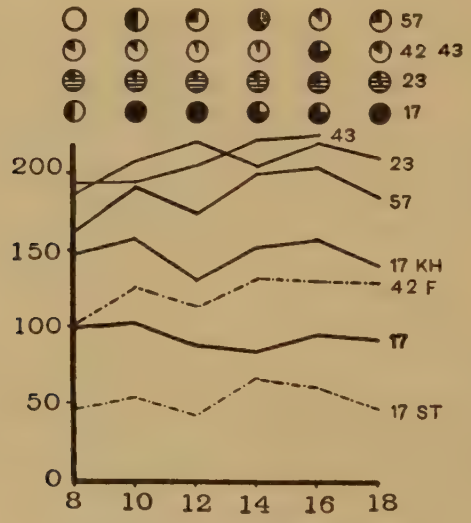

Fig. 15. *Veratrum album.*

Invertz. in ‰ nur 42 a. Fläche,
St. = Stärke, K.H. = Gesamt-Kohlehydr.,
17 = 3. Mai 38, 23 = 23. Mai 38,
42 = 22. Juni 38, 57 = 3. August 38,
43 = 22. Juni 38. Blüte.

um 12 Uhr. Am 23. Mai, Tagesgang Nr. 23, erfolgt die Zuckerabnahme zwei Stunden später, nämlich um 14 Uhr. Der Abendwert ist relativ hoch. Im Monat Juni (42) stand die Versuchspflanze von mittags ab im Schatten. So ist es zu erklären, daß sich der Zuckergehalt am Nachmittag nicht mehr ändert. Die Proben um 12 Uhr und 14 Uhr müssen aus sehr dünnem Blattmaterial bestanden haben. Dadurch waren die Blätter in der Assimilation begünstigt und ergaben bei niedrigem Gewicht hohe Trockengewichtsergebnisse. Das hohe Areal jedoch bewirkt, daß die Blattflächenkurve durchaus normal verläuft.

Die am gleichen Tage untersuchten Blüten (43) zeigen Ergebnisse, welche nicht weit über dem Durchschnitt der Blätter liegen. Die Schwankungen im Zuckergehalt der Blüten sind jeweils ziemlich groß. Der im August untersuchte Tagesgang Nr. 57 entspricht im Invertzuckergehalt genau der Gesamtkohlehydratkurve von Tagesgang Nr. 17, liegt im Ordinatensystem sogar noch höher.

Alle Kurven von *Veratrum album* sind ziemlich gleichartig. Der Anstieg im Zuckergehalt der Blätter ist zu Beginn der Vegetationsperiode schnell und dann bleiben die Werte im Sommer nahezu unveränderlich. Ein Unterschied in der Höhe des Normalwertes zwischen Hochgebirge und Tieflandlage besteht nicht.

III. Teil.

Ergebnisauswertung.

Bei einer Auswertung der Ergebnisse von vorliegender Arbeit muß noch einmal näher auf die Frage eingegangen werden, ob bei manchen Pflanzen die Assimilationshemmung um die Mittagszeit durch eine Anhäufung von Assimilaten um dieselbe Tageszeit hervorgerufen werden kann, eine Frage, mit der sich von Guttenberg und Buhr (1935), Kostytschew (1926 und 1928), Kurssanow (1933) u. a. und Marthaler (1938) befaßt haben. Marthaler muß nach seinen Versuchen bei Alpenpflanzen diese Frage verneinen. Denn wenn eine Assimilatstauung die Ursache für das Nachlassen der Assimilation ist, dann muß beim Untersuchen der Kohlehydrate sich zeigen, daß die höchsten Werte an Assimilaten des Tages zur Zeit der geringsten Assimilation liegen, also in der Mittagszeit oder etwas später, mit anderen Worten, der Kohlehydratkurvenverlauf muß eingipflig sein mit dem Maximum zwischen 12 und 14 Uhr. Dies ist jedoch nicht der Fall. Von 50 Tagesgängen der untersuchten Kohlehydratstoffe zeigen nur drei eingipfligen Kurvenverlauf, alle andern ein mehr oder weniger stark ausgeprägtes Minimum während der Mittagszeit, manche Blattproben erweisen sogar eine Abnahme an Assimilaten von 8 Uhr ab bis zum Nachmittag mit folgendem Anstieg. So schreibt Marthaler, es ist undenkbar, daß die Pflanzen schon um 8 Uhr mit Assimilaten überladen sind und fast den ganzen Tag brauchen, um diese abzuleiten. Er führt diese Erscheinung auf eine Assimilationspause zurück, nicht die Einsenkung der Kohlehydratkurve sei das Primäre, sondern das Nachlassen der Assimilation selbst. Es liegt

vermutlich eine gewisse Periodizität vor. Ein zweiter Faktor, der in Richtung einer Verminderung des Assimilatgehaltes wirksam wird, bestehe in der bis zum Mittag immer stärker werdenden Assimilatableitung.

Diesen Betrachtungen von Marthaler sei nun folgendes aus der Parallelarbeit im Tiefland hinzugefügt:

Bei einer Auswertung der Kohlehydrat-Kurvenbilder aller untersuchten Tagesgänge zeigt sich, daß die Ergebnisse, die bei jungen, noch im Wachstum befindlichen Pflanzenexemplaren festgestellt wurden, anders sind als bei den ausgewachsenen Krautgewächsen. Solange die Blätter noch klein sind, ist erstens der quantitative Gehalt an Kohlehydraten niedrig. Darum liegen im Ordinatensystem die Kurven ziemlich tief (z. B. Tagesg. 18 Fig. 13, Tagesg. 19 Fig. 14, Tabelle 4, 6). Zweitens ist der Kurvenverlauf, wenn nicht gerade eingipflig, so doch des Mittags in seinem Anstieg gehemmt, auf keinen Fall ist eine deutliche Zuckerabnahme von 12—14 Uhr vorhanden; dadurch liegt drittens der Abendwert über dem des Morgens 8 Uhr, und dieser Unterschied macht bei den niedrigen Absolutwerten einen beträchtlichen Prozentsatz der überhaupt vorhandenen Assimilate aus. Wenn nun das Wachstum der Pflanze weiter fortgeschritten ist, ergeben die Untersuchungen, erstens, daß der quantitative Gehalt an Kohlehydraten der Blätter bedeutend höher liegt, zweitens, daß die mittägliche Einsenkung fast immer sehr deutlich wird und drittens, daß prozentual auf die Gesamtmenge der Assimilate der Unterschied zwischen Abend- und Morgenwert geringer ist, ja, daß oft die Werte nahezu gleich sind. Diese Beobachtungen wurden bei den perennierenden Alpengewächsen allerdings erschwert durch das beständige Nachwachsen neuer Blätter, es konnte aber infolge Vorhandenseins einer genügenden Anzahl Versuchspflanzen bei der Blattprobenauswahl hierauf Rücksicht genommen werden. Wir sehen daraus, daß die Pflanze sich im Lauf des Wachstums auf einen bestimmten Normalgehalt an Zucker und Stärke in den Blättern einstellt, den sie während der Vegetationsperiode beizubehalten sich bemüht. Ein Sinken des Standardwertes mit fortschreitender Jahreszeit ist nur zu beobachten bei *Saxifraga rotundifolia, Hieracium villosum, Crepis montana* und in schwachem Maße bei *Anthyllis Vulneraria* zur Zeit der Blüte. Hier ist der Zuckergehalt der Blüte sehr viel höher als derjenige der Blätter, die Pflanze hat bei kleinem Habitus selbst eine verhältnismäßig große Blüte, die Blütezeit dauert lange, und so werden wahrscheinlich gespeicherte Assimilate von den Blättern nach der Blüte verlagert, wodurch nach dem Herbst zu der Gehalt der Blätter langsam abnimmt. Wenn von dem Normalwert oder Standardwert

gesprochen wird, so sei hierunter die Zahl zu verstehen, welche angibt, wie sehr das Speicherungsvermögen an Assimilaten in den Blättern in Anspruch genommen wird. Diese Zahl ist jedoch nicht gleichzusetzen mit derjenigen, bei welcher das Fassungsvermögen vollständig ausgenützt würde.

Der mehr oder weniger stark eingipflige Kurvenverlauf bei jungen Blättern macht es wahrscheinlich, daß die Assimilatableitung, ganz gleich ob sie groß oder klein ist, geringer ist als die Assimilation, und auch des Nachts stellt sie den Wert des Vortages morgens 8 Uhr nicht wieder her, und so steigt von Tag zu Tag der Absolutwert der Blätter an Assimilaten, bis allmählich der Normalwert vorliegt. Sobald dieser Zeitpunkt erreicht ist, bewirkt jede Zunahme an Assimilaten in den Blättern, daß der Gehalt der Grenze des Fassungsvermögens näher kommt. Dies verhindert die ausgewachsene Pflanze entweder durch vermehrte Ableitung in die Speicherorgane oder durch eine verminderte Assimilation während des Tages, wahrscheinlich durch beides. Dadurch kommt dann die Kohlehydratkurve zustande, wie sie bei den meisten untersuchten Tagesgängen der ausgewachsenen Pflanze vorliegt. In vielen Fällen beginnt die verstärkte Ableitung schon des Morgens und erstreckt sich über den ganzen Vormittag, nachmittags nimmt der Gehalt wieder zu, das heißt, die Ableitung ist schwächer oder die Assimilation stärker geworden, abends ist der Gehalt dem des Morgens annähernd gleich, die Ableitung des Nachts dürfte demnach geringer sein.

Wie weit der Höhenunterschied der Normalwerte zwischen jungem und ausgewachsenem Blattmaterial eine Rolle spielt für den Verlauf der Kohlehydratkurven, kann nach den vorliegenden Untersuchungen nicht mit Bestimmtheit erklärt werden. Die Beziehungen zwischen Assimilation, Kohlehydratgehalt, Assimilatmenge und Assimilatableitung sind von großer Bedeutung, jedoch unmöglich allein durch chemische Assimilatuntersuchungen definierbar. Wir müssen uns mit der Feststellung begnügen, daß junges Blattmaterial sich anders verhält als ältere Blattproben, wobei die älteren eine ungleich stärkere Einsenkung im Kurvenverlauf für Zucker und Stärke des Mittags ergeben. Wenn auch der Assimilatgehalt von ausgewachsenen Blättern höher liegt als bei noch nicht ausgewachsenen, so zeigte sich keine Handhabe für Assimilatanhäufung im Sinne von v. Guttenberg und Buhr, denn selbst bei sehr hohen Absolutwerten konnte die Kohlehydratabnahme im Laufe eines Tages ca. 40% betragen (Fig. 8), ein Grund zur Annahme einer Assimilatstauung bereits um 8 Uhr morgens ist jedoch nicht gegeben.

IV. Teil.

Zusammenfassung.

Bei der Untersuchung des Kohlehydratgehaltes der Blätter von Alpenpflanzen im Tiefland während eines Tages für die Zeitdauer einer Vegetationsperiode konnte festgestellt werden:

1. Bei jungen Gewächsen nimmt der Gehalt an Zucker und Stärke im Laufe des Tages zu, bei ausgewachsenen Pflanzen ist mit großer Regelmäßigkeit eine deutliche Abnahme während der Mittagszeit oder von morgens bis frühnachmittags mit anschließender Zunahme nachgewiesen worden.
2. Nur bei den immergrünen Pflanzen *Pinus montana* und *Rhododendron ferrugineum* findet im Laufe der Vegetationsperiode ein Wechsel im Zuckergehalt statt, der jahreszeitlich bedingt ist.
3. Bei den anderen Pflanzen steigt der Zuckergehalt in den Blättern nur während des Wachstums und bleibt dann stets auf gleicher Höhe, oder er nimmt nach dem Herbst zu langsam ab.
4. Die Schwankungen im Stärkegehalt verändern die Gesamtkohlehydratkurve nicht wesentlich.
5. Die Hauptmenge des Zuckers liegt bei allen Objekten als direkt reduzierender Zucker vor.
6. Die Blüten enthalten bisweilen eine große Menge Kohlehydrate, sodaß der Gehalt der Blätter an Zucker verringert wird.
7. Untersuchungen, die des Nachts angestellt wurden, haben gezeigt, daß die Ableitung der Kohlehydratstoffe im Sommer während der Nacht nicht übermäßig groß ist. Gegen Morgen steigen die Werte an und entsprechen ungefähr den Ergebnissen des Vortages.

V. Teil.

Vergleich der Werte zwischen Gebirge und Tiefland.

Die Ergebnisse der Untersuchungen im Tiefland unterscheiden sich kaum von den Werten, die im Gebirge festgestellt wurden. Es besteht eine weitgehende Aehnlichkeit zwischen den Kurvenbildern bei allen Pflanzen. Die Normalwerte liegen durchschnittlich im Tiefland etwas niedriger, jedoch sind bisweilen in dieser Arbeit einige Extremwerte vorhanden, welche die von Marthaler übersteigen. Diese Extremwerte sind in den meisten Fällen nur zu solchen Jahreszeiten festgestellt worden, während deren am Schachen nicht gearbeitet werden konnte. Von rund 50 Tagesgängen des Assimilatgehaltes der Blätter haben bei Marthaler nur drei eingipfligen Kurvenverlauf mit einem Maximum am Mittag ergeben. In dieser Arbeit ist die Zahl solcher Tagesgänge größer, weil von sehr jungen Pflanzen des öfteren Blattmaterial eingesammelt wurde, welches eingipflige Tageskurven ergeben mußte. So waren von 60 Tagesgängen 10 ohne deutliche mittägliche Einsenkung. Die Aehnlichkeit der Ergebnisse im Hochgebirge mit denen im Tiefland ist um so bemerkenswerter, als die klimatischen Verhältnisse in beiden Lagen sehr verschieden sind.

Ich danke Herrn Professor von Faber für die Anregung, Unterstützung und Beratung bei meiner Arbeit. Außerdem bin ich Herrn Studienassessor Dr. Marthaler zu großem Dank verpflichtet, welcher mir seine Erfahrung in selbstloser Weise zuteil werden ließ.

Literaturverzeichnis

Marthaler, H.: Untersuchungen über den Kohlehydratgehalt von Alpenpflanzen. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 87, 1938, S. 267.

Cartellieri, E.: Jahresgang vom osmotischen Wert, Transpiration und Assimilation einiger Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide und von Pinus cembra. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 82, 1936, S. 460.

Drautz, R.: Ueber die Wirkung äußerer und innerer Faktoren bei der Kohlensäureassimilation. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 82, 1936, S. 171.

v. Guttenberg, H. und *Buhr, H.:* Studien über die Assimilation und Atmung mediterraner Macchia-Pflanzen während der Regen- und Trockenzeit. Planta, Bd. 24, 1935, S. 163.

Hanes, Ch. S.: An Application of the Method of Hagedorn and Jensen to the Determination of larger Quantities of reducing sugars. The Biochemical Journal, 23, 1, 1929, p. 99.

Kjär, A.: Die Schwankungen der Assimilationsintensität der Blätter von Sinapis alba im Laufe des Tages in Abhängigkeit von inneren Faktoren. Planta, Bd. 26 1937, S. 595.

Kostytschew, S. und Mitarbeiter: Der tägliche Verlauf der Photosynthese bei Landpflanzen. Planta, Bd. 1, 1926, S. 679.

— Untersuchungen über die Photosynthese der Laubblätter unter natürlichen Verhältnissen. Planta, Bd. 5, 1928, S. 696.

Kurssanow, A. L.: Ueber den Einfluß der Kohlehydrate auf den Tagesverlauf der Photosynthese. Planta, Bd. 20, 1933, S. 535.

Lintner, C. J.: Ueber die Bestimmung des Stärkegehaltes in Cerealien. Zeitschr. f. angew. Chemie. Heft 32, 1898, S. 725.

Mönch, I.: Untersuchungen über die Kohlensäurebilanz von Alpenpflanzen am natürlichen Standort. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 85, 1937, S. 506.

Montfort, C.: Fucus und die physiologische Lichteinstellung der Wasserpflanzen. Studien zur vergleichenden Ökologie der Assimilation. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 71, 1929, S. 52.

Schenk, K. und *Härtel O.:* Untersuchungen über den Wasserhaushalt von Alpenpflanzen am natürlichen Standort. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 85, 1937, S. 592.

Stocker, O., Rehm, S. und *Paetzold, J.:* Beiträge zur Methodik der kurzfristigen Assimilationsmessung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 86, 1938, S. 556.

Tschesnokov, V. und *Bazyrina, K.:* Die Ableitung der Assimilate aus dem Blatt. Planta, Bd. 11, 1930, S. 473.

Lebenslauf

Am 14. Januar 1913 wurde ich in Hamburg als Sohn des Kaufmanns *Robert Klisserath* geboren, besuchte das Realgymnasium, Kaiser Karl-Schule in Itzehohe (Holstein), bestand am 5. März 1931 die Abschlußprüfung der Reife und widmete mich dem Studium der Pharmazie. Im Herbst 1936 bestand ich an der Universität München die Hauptprüfung und begann im Winter 1936/37 meine Doktorarbeit bei Herrn Professor *Dr. v. Faber,* Direktor der Botanischen Staatsanstalten München.